

UNTERSUCHUNGEN ZUR VERWANDTSCHAFT DER GRÜNFRÖSCHE

VERBREITUNG, STRUKTUR UND STABILITÄT
VON REINEN RANA ESCULENTA-POPULATIONEN

Dissertation
zur Erlangung des
Doktorgrades

vorgelegt von
RALF EIKHORST

Universität Bremen
Fachbereich Biologie

Juni 1984

**UNTERSUCHUNGEN
ZUR VERWANDTSCHAFT
DER GRÜNFRÖSCHE**

**VERBREITUNG, STRUKTUR UND STABILITÄT
VON REINEN RANA ESCULENTA-POPULATIONEN**

**Dissertation
zur Erlangung des
Doktorgrades**

**vorgelegt von
RALF EIKHORST**

**Universität Bremen
Fachbereich Biologie**

Juni 1984

Untersuchungen zur Verwandtschaft der Grünfrösche

Verbreitung, Struktur und Stabilität von reinen *Rana esculenta*-Populationen

Inhaltsverzeichnis	3
A EINFÜHRUNG	
1 Fragestellung	5
2 Grünfroschproblematik	8
2.1 Verbreitung der Grünfrösche	11
2.2 Bastardcharakter von <i>Rana esculenta</i>	14
2.2.1 Kreuzungsexperimente von BERGER	15
2.2.1.1 Biochemische Untersuchungen	16
2.2.1.2 Hybridogenese	17
2.2.2 Kreuzungsexperimente von GÜNTHER	19
2.2.2.1 Triploidie	21
2.2.2.2 Introgression	22
B METHODE	23a
C ERGEBNISSE	
3 Verbreitung der Grünfrösche in Niedersachsen	24
3.1 Verbreitung von <i>Rana lessonae</i> in Niedersachsen	25
3.1.1 Zusammenarbeit mit dem Niedersächsischen Landesverwaltungsamt	26
3.1.2 Kenntnisstand bis 1981	27
3.1.3 Erarbeitung einer Bestimmungshilfe	28
3.1.4 Morphologische Merkmale von <i>Rana lessonae</i>	29
3.1.4.1 Maße und Gewichte	31
3.1.4.2 Färbung	32
3.1.5 Überprüfung der Fundorte	33
3.1.6 Habitatansprüche	36
3.1.7 Aktueller Kenntnisstand	42
3.1.8 Verbreitung von <i>Rana lessonae</i> in angrenzenden Ländern	44
3.2 Verbreitung von <i>Rana ridibunda</i> in Niedersachsen	47
3.3 Verbreitung von <i>Rana esculenta</i> in Niedersachsen	49
3.3.1 Gemischte Populationen	50
3.3.2 Reine Populationen	50
4 Untersuchungen zu einer reinen <i>Rana esculenta</i> -Population	52
4.1 Charakterisierung des Habitats der Population von Lehnstedt	56
4.2 Laich	58
4.2.1 Laich der Elternarten	60

4.2.2 Laich von <i>Rana esculenta</i>	62
4.2.3 Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit	68
4.2.3.1 Befruchtungsraten bei den Elternarten	69
4.2.3.2 Befruchtungsraten bei <i>Rana esculenta</i>	72
4.3 Kaulquappen	74
4.3.1 Untersuchung der Introgression	75
4.3.1.1 Arbeitshypothese	75
4.3.1.2 Elektrophorese von Albumin	76
4.3.1.3 Elektrophorese von Muskelenzymen	78
4.3.1.4 Kaulquappenfang und Haltungsbedingungen	81
4.3.1.5 Ergebnis der Introgressionsuntersuchungen	82
4.3.2 Laichcharakterisierung durch Kaulquappenaufzucht	84
4.3.2.1 Triploidie und Elektrophorese von Albumin	86
4.3.2.2 Elektrophorese von Muskelenzymen und morphologische Merkmale	90
4.3.3 Kaulquappenwachstum	94
4.3.3.1 Einzelaufzucht und Längenmessung	95
4.3.3.2 Wachstum der Elternartkaulquappen	96
4.3.3.3 Wachstum der <i>Rana esculenta</i> -Kaulquappen	98
4.3.3.4 Wachstum der Elternartnachkommen von <i>Rana esculenta</i>	104
4.3.3.5 Größe beim Schlupf und bei der Metamorphose	106
4.3.4 Prozentualer Triploidenanteil	109
4.3.4.1 Eigröße und Triploidie	110
4.3.4.2 Triploidie der Kaulquappen	112
4.3.4.2.1 Triploidie bei frischgeschlüpften Kaulquappen	113
4.3.4.2.2 Triploidie bei heranwachsenden Kaulquappen	114
5 Diskussion	116
5.1 Verbreitung und Entstehung von reinen <i>Rana esculenta</i> -Populationen	116
5.2 Stabilität von reinen <i>Rana esculenta</i> -Populationen	123
5.2.1 Introgression	125
5.2.2 Rolle der Triploiden	129
5.2.3 Nachkommensverluste und deren Kompensierung	136
6 Zusammenfassung	141
7 Literatur	143

A EINFÜHRUNG

1 Fragestellung

In der Evolutionsbiologie sind Bastarde eine bekannte Erscheinung. Bei der Aufspaltung von Arten kommt es im Übergangsfeld immer wieder zu Hybriden, die dann Aussagen liefern können, ob man von zwei "guten" Arten sprechen darf, oder ob die zwei Formen weiterhin einer Art zugerechnet werden müssen. Bastarde zwischen zwei Arten sind normalerweise lebensschwach und nur eingeschränkt fertil. Ein Genfluß über sie ist nicht möglich.

Im Pflanzenreich ist neben der allopatrischen Artbildung auch die Neuentstehung von Arten durch Hybridisierung verbunden mit gleichzeitiger Polyploidisierung weit verbreitet. Polyploide Bastarde sind oft mit den Ausgangsarten nicht kreuzbar und müssen wegen ihrer genetischen Isolation als eigene Arten betrachtet werden.

Im Bereich der Zoologie bleiben Bastarde zwischen Arten eine Ausnahmeerscheinung. Da sie für die Arten eine Gametenverschwendung darstellen, wird versucht ihre Entstehung schon präzygotisch zu verhindern. Die hier untersuchten Grünfrösche fallen aus diesem Schema gänzlich heraus. Der Bastard *Rana esculenta* erreicht eine enorme Individuenzahl bei gleichzeitig weiter Verbreitung.

Als Bastard zeigt er zwar eine eingeschränkte Fertilität, aber seine Fähigkeit zu überleben und sich zu vermehren scheint ungebrochen. Auch die Tatsache, daß er die beiden Chromosomensätze seiner Eltern bei seiner Fortpflanzung nicht durchmischt, machen ihn zu einem Sonderfall in der Biologie.

Besonders interessant sind geographische Unterschiede im Leben des Bastards *Rana esculenta*, die als eine Entwicklung zur Verselbständigung dieser Grünfrosch-"form" gedeutet werden können. Als Endpunkt stellen sich die reinen Bastardpopulation dar. Diese sind bisher nur aus der DDR und Teilen Polens bekannt, und ich entdeckte, daß sie im nördlichen Teil der Bundesrepublik Deutschland ebenfalls eine ganz normale Erscheinung sind (EIKHORST 1980).

Wenn der Hybride nun alleine leben kann, ist dann in der Tierwelt eine

neue Art durch Bastardierung entstanden? Diese Frage kann so nur mit Nein beantwortet werden, da man von keiner genetischen Isolation des Bastardes sprechen kann. Er verpaart sich ohne Einschränkung weiterhin mit seinen Elternarten, falls er auf sie trifft. Da *R. esculenta* die Elternartchromosomensätze nicht durchmischt vererbt, gibt er sozusagen nur Geliehenes zurück.

Was herrschen aber für Zustände in einer solchen reinen *esculenta*-Population, wo nur geklonte Chromosomensätze zwischen den Hybriden hin und her geschoben werden?

Seit der Entdeckung des Bastardcharakters dieses Grünfrosches sind noch keine 20 Jahre vergangen. Wegen der Außergewöhnlichkeit des Phänomens liegen aber bereits aus allen Teilen des Verbreitungsgebietes Erkenntnisse vor, die allerdings oft nur zu einer weiteren Verwirrung des Gesamtbildes führten. Eine durchgreifende Erklärung für die gesamte Erscheinung scheint noch in weiter Ferne zu liegen.

Die wichtigsten Daten wurden anhand von Kreuzungsexperimenten im Labor gewonnen. Auch hier kam es zu deutlichen Widersprüchen, die ihre Auflösung in Unterschieden je nach geographischem Vorkommen fanden. So galt auch über längere Zeit, daß der Bastard nicht in der Lage ist, sich selbst wieder zu erzeugen. Es konnten also reine *esculenta*-Populationen gar nicht existieren. Da sie außerdem nur in geringen Teilen des Verbreitungsgebietes vorkommen, blieben sie noch weitgehend unbekannt.

Diese Arbeit soll dazu beitragen, mehr Klarheit über die Zustände in einer Bastardpopulation zu bekommen, aber sie erhebt nicht den Anspruch, die Verhältnisse dort gänzlich aufzuklären. Ich habe dabei bewußt den Schwerpunkt auf die Datenerhebung im Freiland gelegt, um zu erfahren, inwieweit sich vorliegende künstliche Kreuzungsergebnisse übertragen lassen. Die Betrachtung beschränkt sich auf die Fortpflanzung der Grünfrösche und beschäftigt sich mit dem Laich und der Larvenentwicklung. Dies scheint mir das zentrale Problem im Fortbestand einer Bastardpopulation zu sein, die Fertilitätsmängel auszugleichen hat und eventuell auch durch Larvensterblichkeit aus genetischen Gründen Einbußen in ihrer Nachkommenschaft hinnehmen muß.

Es ist bekannt, daß *esculenta*-Populationen nur mit einem hohen Anteil an Triploiden existieren, und man ist sich einig, daß diese für die Stabilität unbedingt notwendig sind. Man weiß aber nicht, warum sich Triploide so durchsetzen, zumal sie beim Wachstum Störungen zeigen und

Fertilitätsstörungen und Unfruchtbarkeit häufig sind.

Gibt es vielleicht in der Larvenentwicklung einen Zeitpunkt, wo die Triploiden einen deutlichen Vorteil haben, der alle Nachteile wieder wett macht?

Kann der dreifache Chromosomensatz eventuell Fehler des Bastardcharakters neutralisieren? Verschiebungen im Verhältnis zwischen triploiden und diploiden *R. esculenta* könnten Aufschluß geben, wann der Vorteil der Triploiden zum Tragen kommt, falls es ihn überhaupt gibt.

Wenn die reine Bastardpopulation wirklich mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, kann sie dann weitverbreitet sein, oder kommt sie vielleicht nur in Ausnahmefällen vor?

Auch dieser Frage soll hier nachgegangen werden. Da Untersuchungen in einem umfangreicheren Gebiet auf "Reinheit" einer Bastardpopulation nur mit sehr großem Aufwand möglich wäre, beschränke ich mich darauf, Areale aufzuzeigen, wo nur *R. esculenta* vorkommt, da seine beiden Elternarten dort nicht leben. Dazu gilt es, die Aufmerksamkeit hauptsächlich der Elternart *R. lessonae* zuzuwenden, die bis zu der Erkenntnis, daß bei den Grünfröschen ein Bastard individuenreich vorkommt, nicht als Art bekannt war. So weiß man auch wenig über das Aussehen und die Lebensbedingungen dieses Frosches. Das sind Dinge, die geklärt werden mußten, um Erkenntnisse über seine Verbreitung zu gewinnen.

Sowohl die Grünfroscherfassung, die Aussagen zum Vorkommen von reinen Bastardpopulationen und die Erkenntnisse über die Vorgänge in ihnen beziehen sich auf das Bundesland Niedersachsen. Bei der großen geographischen Diversität im Grünfroschkomplex kann man leider nicht sicher sein, inwieweit dies auf andere Gebiete übertragbar ist. So kann auch diese Arbeit nur ein Mosaikstein sein. Es ist ein Schritt auf dem Weg, ein Gesamtbild der Funktion des komplizierten Systems der Grünfroschverbastardierung zu gewinnen.

2 Grünfroschproblematik

Im Jahre 1758 beschrieb LINNE in der 10. Auflage seiner "Systema naturae" einen in Europa weit verbreiteten Froschlurch als *Rana esculenta*. Mit seiner überwiegend grünen Rückenfärbung, fehlenden schwarzen Schläfenflecken, zwei äußeren Schallblasen beim Männchen, einer späten Laichzeit Ende Mai und einer stark ans Wasser gebundenen Lebensweise unterscheidet sich dieser Teichfrosch deutlich von den Braunfröschen, zu denen in Deutschland Grasfrosch (*Rana temporaria*), Moorfrosch (*Rana arvalis*) und Springfrosch (*Rana dalmatina*) gerechnet werden.

Es stellte sich heraus, daß die Grünfrösche nicht einheitlich sind und allein in Mitteleuropa in drei Formen zerfallen. Zunächst erkannte man den Seefrosch (*Rana ridibunda* Pallas 1771) als eigene Art. Die besonders großen Tiere besitzen eine mehr olivgrüne Rückengrundfarbe, und die Schallblasen der Männchen sind grau.

Wenn bereits die morphologische Unterscheidung dieser beiden Formen ein Problem darstellte, so wurde die Differenzierung durch das Abtrennen eines dritten Phänotypes weiter problematisiert. Der Kleine Teichfrosch (*Rana lessonae* Camerano 1882) hat eine geringe Körpergröße und die Männchen



Abb.1: Teichfrosch (*Rana esculenta*)



Abb.2: Seefrosch (*Rana ridibunda*)



Abb.3: Kleiner Teichfrosch (*Rana lessonae*)



präsentieren zur Laichzeit eine mehr gelbgrüne Rückenfärbung. Ihr bestes Erkennungsmerkmal aber ist der große Fersenhöcker.

Da diese drei Grünfroschformen sympatrisch leben und man häufig Klammerpaare beobachten kann, an denen zwei von ihnen beteiligt sind, wurde über die Systematik von je her viel diskutiert. Man betrachtete sie (zusammenfassende Aufstellung nach HOTZ 1974) als individuelle Varianten der Art *Rana esculenta* (KAURI 1959), als Varietäten von *Rana esculenta* (BOULENGER 1891, 1918), als eine Art mit drei Unterarten (KAURI 1954; PASTEUR u. BONS 1959), als zwei Arten *Rana ridibunda* und *Rana esculenta* (BOLKAY 1907; SCHREIBER 1912; MERTENS u. MÜLLER 1928, 1940; MERTENS u. WERMUTH 1960), letzterer mit dem Ökotyp (GÜNTHER 1968) oder der Unterart (LAC 1959) *lessonae* oder als drei Arten (TERENTEV 1922); KARAMAN 1948; BERGER u. MICHALOWSKI 1963).

Aber keine dieser Möglichkeiten entsprach der Wirklichkeit. 1967 entdeckte BERGER, daß *Rana esculenta* ein Bastard ist, der aus der Kreuzung der Arten *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* entsteht.

2.1 Verbreitung der Grünfrösche

Das Gesamtareal der altweltlichen Grünfrösche umfaßt einen großen Teil der Paläarktis. Es zerfällt in einen westlichen und einen östlichen Bereich. Im letzteren finden sich vier Arten: *Rana nigromaculata* (Japan, Korea, Ost-China, Thailand), *Rana brevipoda* (Japan), *Rana planeyi* (Ost-China, West-Korea) und *Rana fakienensis* (Südost-China, Taiwan) (HOTZ 1974; KAWAMURA u. NISHIOKA 1979). Über diese Arten des östlichen Verbreitungsgebietes ist bisher wenig bekannt geworden.

Der Schwerpunkt der Forschungsarbeit lag bisher auf den europäischen, nordafrikanischen und vorderasiatischen Angehörigen des Grünfroschkomplexes. Durch intensive Untersuchungen an den Tieren mußte hier die Anzahl der zu differenzierenden Arten deutlich erhöht werden. Geringe morphologische Unterschiede und hohe individuelle Variabilität erschweren die Auftrennung jedoch enorm. Hinzu kommt noch die später auszuführende Tatsache, daß Bastarde weit verbreitet sind.

Die Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse bei Grünfröschen begann mit den drei mitteleuropäischen Formen. *Rana ridibunda* hat von ihnen das größte Areal. Es reicht von Holland über Norddeutschland und das Rheingebiet bis nach Südwest-Finnland, erreicht in der UdSSR den südlichen Ural und das östliche Turkistan; umfaßt Afghanistan und Nordwest-Pakistan, Iran, Irak und die arabische Halbinsel, den Nahen Osten und Kleinasien. Außerdem wurde *Rana ridibunda* überall auf dem Balkan nachgewiesen (HOTZ 1974).

Rana lessonae besiedelt den überwiegenden Teil Mitteleuropas und erreicht im Norden mit wenigen Populationen Schweden. In Südfrankreich kommt die Art wahrscheinlich nicht vor. Nach neuen Erkenntnissen findet man *Rana lessonae* nur in Norditalien und nicht im Süden des Landes (UZZELL 1979; UZZELL u. HOTZ 1979). In der UdSSR scheint *Rana lessonae* westlich des Ural nicht selten zu sein (BORKIN et al. 1979). Ob der Kleine Teichfrosch disjunkt auch im Kaukasus vorkommt (BERGER 1969), müßte überprüft werden (HOTZ 1974).

Rana esculenta stimmt in seiner Verbreitung weitgehend mit der von *Rana lessonae* überein, obwohl es - wie auch in dieser Arbeit gezeigt wird - keine absolute Überdeckung ist.

Im südlichen Italien wird der Grünfroschkomplex durch eine *Rana lessonae*



Abb.4: Verbreitung der Grünfrösche in Europa, Vorderasien und Nordafrika

 *Rana ridibunda*

 *Rana lessonae* und *Rana esculenta*
(In Schleswig-Holstein keine *Rana lessonae*)

 *Rana perezi*

 "Südlicher Nithybride"

 Grünfroschkomplex in Nordafrika

 Neues jugoslawisches Taxon

 Neues griechisches Taxon

sehr ähnliche Art vertreten, die bisher noch keinen Namen erhalten hat, jedoch allgemein als der "südliche Nictthybride" bezeichnet wird (UZZELL u. HOTZ 1979). Diese Art kommt sehr wahrscheinlich ebenfalls auf Korsika und Sizilien vor.

Ebenfalls ohne Namen sind zwei neue Arten, die erst vor kurzem auf dem Balkan entdeckt wurden. Die eine findet man in Jugoslawien und die andere in Griechenland. Bisher glaubte man, daß hier nur *Rana ridibunda* lebt (TUNNER u. HEPPICH 1982; HOTZ u. UZZELL 1982). Ich gehe davon aus, daß das "Korfu-Taxon" von TUNNER u. HEPPICH (1982) mit dem "neuen griechischen Taxon" von HOTZ u. UZZELL (1982) identisch ist. Daß KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1980) bei seinen Untersuchungen über Albuminpolymorphismen von *Rana ridibunda* in Griechenland auch ohne es zu wissen, Tiere des neuen Taxons erfaßte, halte ich für möglich.

Die Grünfrösche der iberischen Halbinsel, Südfrankreichs und der Balearen wurden lange Zeit als Unterart von *Rana ridibunda* betrachtet. HOTZ (1974) vertrat dagegen die Ansicht, daß hier ein Artstatus vorliegt, und diese Tiere als *Rana perezi* angesprochen werden müssen. Diese Meinung wurde durch biochemische Untersuchungen gestützt (GRAF, KARCH u. MOREILLON 1977). Auch der Paarungsruf ist von *Rana ridibunda* stark abweichend und ähnelt eher dem von *Rana esculenta* (EIKHORST unveröffentlicht).

Die Verhältnisse in Nordafrika sind nicht so gut erforscht. Die hier vorkommenden Grünfrösche wurden zunächst zur Unterart bzw. Art *Rana (ridibunda) perezi* gestellt. Nach Meinung von PASTEUR u. BONS (1959) gehören die Grünfrösche in Marokko jedoch nicht zu *Rana perezi*. Möglicherweise verbastardieren zwei Taxa ähnlich wie in Mitteleuropa, die *Rana ridibunda* und *Rana saharica* heißen müßten. Möglicherweise ist *Rana saharica* aber auch der Hybride und entspricht in seinem Status dem von *Rana esculenta* (HEMMER, KONRAD u. BACHMANN 1980).

2.2 Bastardcharakter von *Rana esculenta*

Das Erkennen eigenständiger Arten bei den Grünfröschen wird durch eine hohe individuelle Variabilität derart erschwert, daß eine morphologische Unterscheidung nahezu unmöglich ist. So erfolgte die Erkennung des Artcharakters bei den namenlosen italienischen, jugoslawischen und griechischen Taxa zunächst biochemisch und erst anschließend wurde nach Differenzierungen im morphologischen Bereich gesucht.

Eine entscheidende Schwierigkeit der Artzuordnung innerhalb des Grünfroschkomplexes ist allerdings, daß alle Arten, wo auch immer sie zusammentreffen, Hybride ausbilden. In Europa ist *Rana ridibunda* an allen diesen Bastardierungen beteiligt. Er hybridisiert in Südfrankreich mit *Rana perezi* (GRAF, KARCH u. MOREILLON 1977), in Italien mit dem "südlichen Nictthybriden" (UZZELL u. HOTZ 1979) und in Jugoslawien und Griechenland mit den dortigen neuen Taxa (HOTZ u. UZZELL 1982).

In diesen Bastardierungszonen sind die Hybriden nicht selten, doch sind sie nirgends so häufig wie der Bastard von *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* in weiten Bereichen Mittel- und Osteuropas. Es ist wahrscheinlich der häufigste und am weitesten verbreitete Bastard im Tierreich überhaupt. Als man *Rana lessonae* noch nicht als eigenständige Art erkannt hatte, wurde der Hybride neben *Rana ridibunda* als Art geführt und erhielt den Namen *Rana esculenta*. Niemand vermutete bei solch einem häufigen Tier einen Hybridcharakter, da Bastarde sonst nur selten auftreten und meist mit einer minderen Lebensfähigkeit ausgestattet sind.

Durch den Bastardcharakter bedingt, tauchte das Problem der Namensgebung auf. Der normale Artbegriff ist nicht anwendbar, und somit auch der Name *Rana esculenta* nicht korrekt. Deshalb schlug GÜNTHER zunächst folgende Schreibweise mit Anführungszeichen vor: "*Rana esculenta*" (GÜNTHER 1973) oder besser *Rana* "*esculenta*". (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976), da die Zugehörigkeit zur Gattung *Rana* ja zweifellos richtig ist.

Neuerdings wird der Bastard zusammen mit seinen Elternarten als Synklepton bezeichnet. *Rana esculenta* ist ein Klepton, der seine Gene von den Elternarten "stiehlt". Danach wäre der Name *Rana* (synklepton *esculenta*) klepton *esculenta* korrekt (DUBOIS u. GÜNTHER 1982).

Im weiteren soll aber der Name *Rana esculenta* der Einfachheit halber

beibehalten werden, obwohl man sich bewußt sein muß, daß hier ein Artnamen für einen Bastard mit zum Teil artähnlichen Eigenschaften verwendet wird.

2.2.1 Kreuzungsexperimente von BERGER

Als BERGER Ende der sechziger Jahre mit der These über den Bastardcharakter von *Rana esculenta* an die Öffentlichkeit trat, wurde ihm allgemein nicht geglaubt. Er konnte jedoch in vielen weiteren Experimenten seine Ergebnisse festigen (BERGER 1967, 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1973, 1976). Außerdem beschäftigten sich dank seiner Anregung eine Reihe anderer Autoren mit der Problematik, so daß die Theorie vom Bastard *Rana esculenta* weitere Bestätigung fand (TUNNER 1972, 1973, 1974; BLANKENHORN et al. 1971; ENGELMANN 1972, 1973; GÜNTHER 1973; UZZELL u. BERGER 1975; TUNNER u. DOBROWSKY 1976).

Rana esculenta entsteht, wie bereits erwähnt, durch die Verpaarung von *Rana ridibunda* mit *Rana lessonae*. Diese "Urpaarung" findet jedoch nur äußerst selten statt, da die beiden Elternarten in unterschiedlichen Habitaten leben und deshalb nur selten zusammentreffen. Somit muß es eine andere Möglichkeit für *Rana esculenta* geben, seine Individuenzahl zu vergrößern. Die Lösung entdeckte BERGER (1969) bei der Rückkreuzung der Bastarde mit der Elternart *Rana lessonae*. Die Nachkommen standen morphologisch nicht zwischen den Eltern, sondern mußten alle *Rana esculenta* zugeordnet werden.

$$Rana\ esculenta \times Rana\ lessonae \rightarrow Rana\ esculenta$$

Dieses ungewöhnliche Ergebnis zeigte, warum man diese beiden Grünfroschformen in der Regel gemeinsam findet. Selbstverständlich führte BERGER (1969) auch die anderen denkbaren Kreuzungsmöglichkeiten durch und erhielt immerwieder Nachkommen, die nicht durch einen normalen Erbgang erklärt werden konnten.

Rana esculenta x *Rana ridibunda* → *Rana ridibunda*

Rana esculenta x *Rana esculenta* → *Rana ridibunda*

Bei dieser letzteren Kreuzung der Bastarde untereinander waren die Nachkommen sehr lebensschwach und nur wenige erreichten die Metamorphose. Daraus entwickelte sich die These, daß *Rana esculenta* nicht allein existieren kann und auf das Zusammenleben mit *Rana lessonae* angewiesen ist.

2.2.1.1 Biochemische Untersuchungen

Die endgültige Bestätigung des Hybridcharakters von *Rana esculenta* brachten biochemische Untersuchungen. TUNNER (1970, 1972, 1973) trennte das Albumin des Blutserums elektrophoretisch auf. Er fand heraus, daß die Albuminbande von *Rana lessonae* um einiges schneller wandert als die von *Rana ridibunda*. *Rana esculenta* besitzt als der Hybride eine Doppelbande. Bei *Rana ridibunda* können bei einer exakt auftrennenden Elektrophorese zwei unterschiedlich schnelle Banden gefunden werden, was aber die leichte Zuordnung zu den entsprechenden Grünfroschformen nicht beeinflußt.

Da die Bestimmung der Frösche anhand von morphologischen Merkmalen manchmal sehr schwer oder gar nicht möglich ist, hat man mit der Elektrophorese von Albumin eine Möglichkeit, dies mit relativ geringem Aufwand zu tun (HEMMER 1977, EIKHORST 1980).

Als Trägermaterial wird häufig Polyacrylamid verwendet, da es die beste Trennschärfe gibt (TUNNER 1980). Neben Polyacrylamid bringen andere, einfacher handzuhabende Träger befriedigende Ergebnisse, wie z. B. Agarose (EIKHORST 1980). Die Methode auf Cellogel liefert bei HEMMER (1977, 1979) sogar als Felduntersuchung gute Ergebnisse.

Als zusätzliche, ergänzende und besonders aussagekräftige, biochemische Untersuchungsmethode erwies sich die elektrophoretische Auftrennung von Muskelenzymen. Wie beim Albumin bestätigte sich auch hier wieder der Bastardcharakter von *Rana esculenta* (UZZELL u. BERGER 1975; UZZELL, BERGER u. GÜNTHER 1975; GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; UZZELL,

GÜNTHER u. BERGER 1977). Die Elektrophorese der Muskelenzyme ergibt zum einen ein ähnlich einfaches Bild, wie es beim Albumin zu finden ist (z. B. Phosphoglucomutase), zum anderen ein etwas komplexeres, welches aber ähnlich ausgewertet werden kann (z. B. Lactatdehydrogenase).

Als Trägermaterial wird Stärke verwendet; die Anfärbung erfolgt durch spezifische Enzymreaktionen.

Die Untersuchungen ermöglichen umfangreiche Aussagen über die Genetik der Bastardierung und der Rückkreuzungen. Es kristallisierte sich heraus, daß hier kein normaler Erbgang vorliegt, sondern das der Bastard *Rana esculenta* immer nur das *ridibunda*-Genom weitervererbt.

2.2.1.2 Hybridogenese

Die Kreuzungsexperimente von BERGER (1969), die durch die biochemischen Untersuchungen eindrucksvoll bestätigt wurden, lassen nur eine Erklärung für den Erbgang zu: Bei der Gametenbildung des Bastards *Rana esculenta* verschwindet immer der *lessonae*-Chromosomensatz und nur der *ridibunda*-Satz wird vererbt. Es kommt also zu einer Aufspaltung der mütterlichen und väterlichen Chromosomensätze anstatt der üblichen Durchmischung.

Solch ein Fortpflanzungsmechanismus war nicht gänzlich unbekannt, sondern konnte schon von SCHULTZ (1969) bei Zahnkarpfen (*Poeciliidae*) nachgewiesen werden. Er erhielt die Bezeichnung Hybridogenese.

Von der Zahnkarpfenform *Poeciliopsis monacha-lucida* existieren nur Weibchen. Die Form entstand durch die Hybridisierung von *Poeciliopsis monacha* und *Poeciliopsis lucida*. Bei der Reduktionsteilung der Oogonien bildet sich bei den Bastarden eine unipolare Spindel aus, die immer die mütterlichen (*monacha*) Chromosomen selektiv in die Gameten gelangen läßt (CIMINO 1972).

Die Weibchen von *Poeciliopsis monacha-lucida* paaren sich mit den Männchen von *Poeciliopsis lucida*. So erhalten alle Nachkommen einen *monacha*- und einen *lucida*-Chromosomensatz. Diese Tiere entsprechen also den F1-Bastarden bei Kreuzung der Elternarten.

TUNNER (1973) bemerkte, daß die Verhältnisse bei den Zahnkarpfen denen

der Grünfrösche nahezu entsprechen, und daß alle bisher vorliegenden Daten damit erklärt werden können, mit dem Unterschied, daß wir bei *Rana esculenta* beide Geschlechter vorfinden.

Rana esculenta vererbt immer den *ridibunda*-Chromosomensatz. Das Fortbestehen des Bastards wird durch das Zusammenleben mit *Rana lessonae* gesichert. Bei den Mischpaarungen (*Rana esculenta* x *Rana lessonae*) gibt die Elternart natürlich immer einen *lessonae*-Chromosomensatz an die Nachkommen weiter, während vom Bastard ein *ridibunda*-Satz hinzukommt. So entwickeln sich aus dem Laich zu 100% Hybriden.

Jetzt wird auch verständlich, warum bei den Paarungen *Rana esculenta* mit *Rana ridibunda* und *Rana esculenta* mit *Rana esculenta* eine reine *Rana ridibunda*-Nachkommenschaft entsteht, da hier zwangsläufig zwei *ridibunda*-Chromosomensätze zusammentreffen.

Nachdem von TUNNER (1973, 1974) aufgedeckt worden war, daß bei den Grünfröschen ein besonderer Fortpflanzungsmechanismus, die Hybridogenese, den Fortbestand der Bastarde sichert, versuchte man in der Meiose von *Rana esculenta* auch jene Halbspindel zu sehen, die bei den Zahnkarpfen die Chromosomensatztrennung ermöglicht. GÜNTHER (1975a) verglich die Meiose von *Rana esculenta*-Männchen mit denen von *Rana ridibunda* und *Rana lessonae*. Er fand zwar Störungen im Meioseablauf bei den Bastarden, die auf Fertilitätsstörungen bei vielen Männchen schließen ließen, aber ansonsten schien die Reifeteilung durchaus normal abzulaufen. Die Ausbildung einer Halbspindel wie bei *Poecilia monacha-lucida* war hier nicht nachzuweisen.

GRAF u. MÜLLER (1979) fanden schließlich heraus, daß in den Oocyten von *Rana esculenta* nur noch *ridibunda*-Genome vorhanden sind. Denn obwohl viele Chiasmata zu sehen waren, fand trotzdem keine Durchmischung der Gene statt und außerdem ließen sich in den Oocyten nur *ridibunda*-Enzyme nachweisen.

Es läuft also eine ganz normale Meiose ab, bei der es zu Austausch kommt. Diese verändern jedoch nichts, da die homologen Chromosomen absolut identisch sind. Der *lessonae*-Chromosomensatz geht auf eine unbekannte Art prämeiotisch verloren, während der *ridibunda*-Satz verdoppelt wird.

Selbstverständlich begann man nun den Zeitpunkt in der Ontogenie des Bastards zu suchen, an der der *lessonae*-Chromosomensatz eliminiert wird.

In den Ovarien von *Rana esculenta*-Weibchen wurden zwei Wochen nach der Metamorphose nur diploide Kerne beobachtet. Auch ließ sich *ridibunda*- und *lessonae*-Genaktivität nachweisen. Bei den heranwachsenden Fröschen fanden sich immer öfter haploide Metaphasen, und die Produkte der *ridibunda*-Allele überwogen. Wenn *Rana esculenta* seine erste Überwinterung beginnt, sind die Mehrzahl der Oogonien schon in Oocyten umgewandelt. Nun sieht man nur noch Bivalente in haploider Anzahl und elektrophoretisch sind nur noch *ridibunda*-Allele nachweisbar (TUNNER u. HEPPICH 1981).

2.2.2 Kreuzungsexperimente von GÜNTHER

GÜNTHER (1973) prüfte die Kreuzungsexperimente von BERGER (1969) mit Fröschen aus der DDR nach. Erstaunlicherweise erhielt er andere Ergebnisse (Abb.5), und da Fehler ausgeschlossen werden konnten, war die einzige Erklärung die, daß geographische Unterschiede vorliegen mußten.

Die Bastarde zwischen *Rana lessonae* und *Rana ridibunda* waren wie bei BERGER zahlreich und vital und hatten alle den Phänotyp *Rana esculenta*. Bei den Kreuzungen an denen *Rana esculenta* beteiligt war, war die Befruchtungsrate oft schlecht, was durch eine mangelhafte Fertilität des Hybriden erklärt wird. Trotzdem erbrachte die Paarung *Rana esculenta* x *Rana esculenta* diesmal mehr Nachkommen, von denen die Mehrzahl wiederum Bastarde waren, anders als bei BERGER, der hier nur *ridibunda*-Phänotypen erhielt. Diese traten bei GÜNTHER in geringer Zahl auch auf und zwar zusammen mit einigen *lessonae*-Individuen. GÜNTHER erhielt demnach aus der reinen Bastardkreuzung alle drei Phänotypen als Nachkommen.

Auch die Bastardrückkreuzung mit der Elternart *Rana ridibunda* verlief anders als bei BERGER. 75% der Nachkommen waren vom *esculenta*-Phänotyp und nur der Rest entsprach *Rana ridibunda*. Durch die Ergebnisse dieser Rückkreuzung konnte erklärt werden, wieso es *Rana esculenta* in der DDR möglich ist mit *Rana ridibunda* zusammenzuleben und nicht, wie sonst üblich, mit *Rana lessonae*. Die Hybridogenese scheint hier nicht

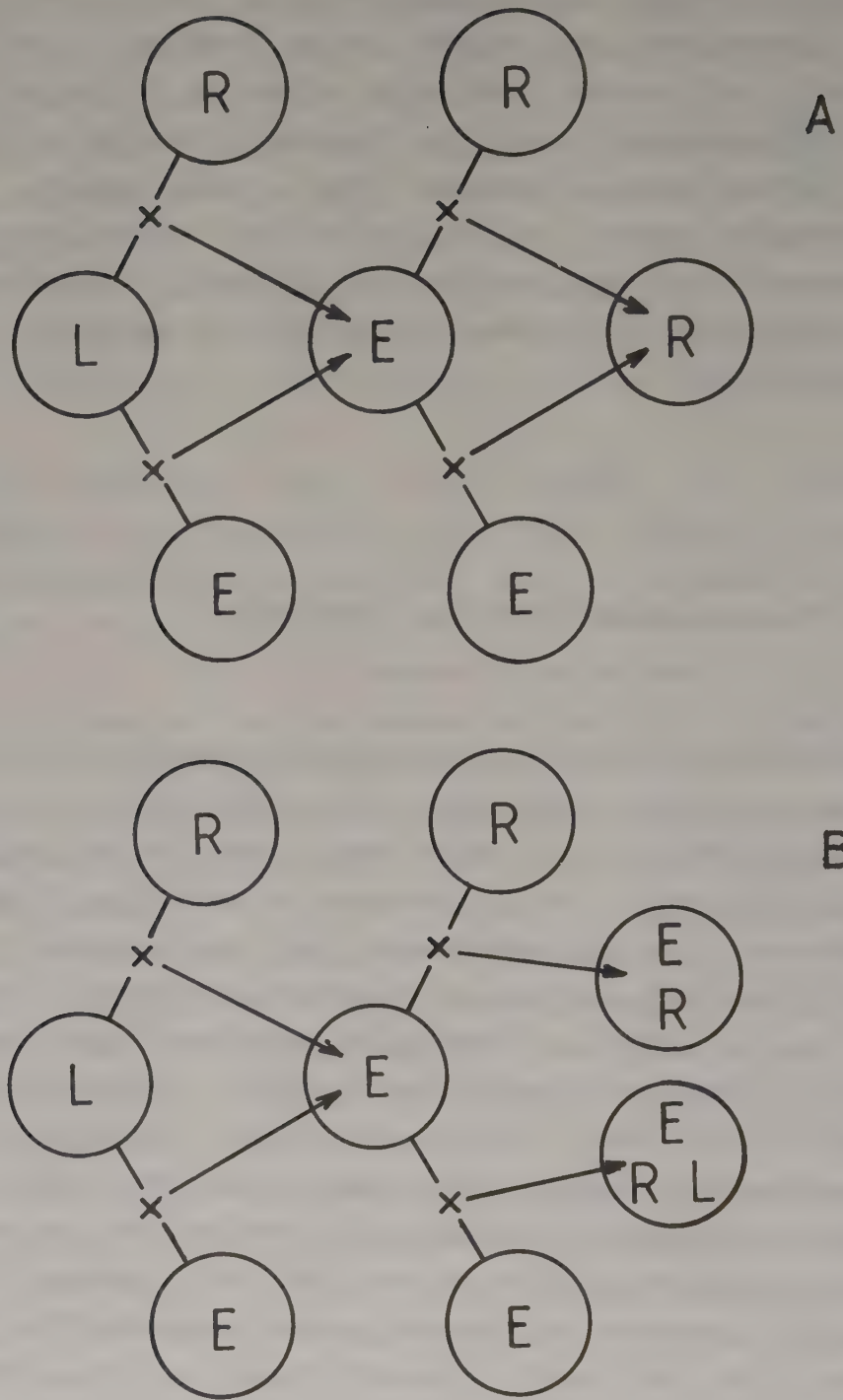


Abb.5: Schemata der Kreuzungsversuche von BERGER (1969) (A) und
GÜNTHER (1973) (B)

L - *Rana lessonae*
R - *Rana ridibunda*
E - *Rana esculenta*

immer den *ridibunda*-Chromosomensatz für die Gameten herauszuselektieren, sondern sogar überwiegend den *lessonae*-Satz.

Nach BERGER war es für *Rana esculenta* nur möglich zusammen mit *Rana lessonae* zu existieren, da er sich sonst nicht vermehren konnte. GÜNTHERs Kreuzungsexperimente zeigen hingegen, daß der Bastard zumindest in einigen Gebieten mit *Rana ridibunda*, oder aber auch sogar allein leben kann. So gibt GÜNTHER (1974) die reine *esculenta*-Population in der DDR als häufig an. In welcher Form diese Populationen in Anbetracht der Hybridogenese stabil sind, bleibt unklar.

2.2.2.1 Triploidie

Zum Ablauf der Fortpflanzung in reinen Populationen von *Rana esculenta* ist von entscheidender Bedeutung, daß vom Bastard in großer Anzahl triploide Individuen existieren. Diese Triploiden haben durch die Hybridogenese bedingt entweder einen verdoppelten *ridibunda*- oder *lessonae*-Chromosomensatz (LRR oder LLR).

Triploide *Rana esculenta* findet man hauptsächlich in reinen Bastardpopulationen (bis 80%), aber auch in den Gebieten, in denen er mit einer der Elternarten zusammenlebt (bis 40%) (GÜNTHER 1975b). Andererseits gibt es auch Mischpopulationen, in denen keinerlei Triploide gefunden werden. Bei den Elternarten kommen keine Tiere mit dreifachem Chromosomensatz vor.

Die triploiden *Rana esculenta* wurden zunächst von GÜNTHER (1970) anhand von Chromosomenpräparaten aus Leukozyten-Kurzzeitkulturen entdeckt. Später arbeitete er dann mit Knochenmarkausstrichen (GÜNTHER 1975b). Diese langwierigen Verfahren wurden durch eine einfache, indirekte Methode abgelöst. Man kann triploide Individuen an ihren größeren Zellkernen, bzw. Zellen erkennen (UZZELL 1963, 1964). Am besten arbeitet man dabei mit der Erythrozytengröße als Unterscheidungskriterium (GÜNTHER 1977). Am deutlichsten wird die Differenzierung, wenn man die Erythrozytenzellen als Ellipse betrachtet und deren Fläche nach der Formel $\pi/4 \times \text{Länge} \times \text{Breite}$ als Näherung berechnet.

75% der Weibchen von *Rana esculenta* legen Eier, die sich in drei Größenklassen einteilen lassen. Diese kleinen, mittleren und großen Eier verhalten sich bezüglich ihrer Volumina wie 1 : 1,5 : 3,5 (BERGER u. UZZELL 1980). Aus den großen Eiern schlüpfen zu 90% triploide Bastarde, während sich aus den kleinen und mittleren diploide entwickeln (BERGER u. ROGUSKI 1978). Die triploiden *Rana esculenta* scheinen hauptsächlich haploide Gameten zu produzieren. Sie können somit die Rolle einer Elternart übernehmen. Nach GÜNTHER, UZZELL u. BERGER (1979) und GÜNTHER (1983) produzieren die triploiden *Rana esculenta* in der Regel *lessonae*-Gameten und nur selten *ridibunda*- oder diploide LR- oder RR-Gameten. Diploide *esculenta*-Weibchen legen hingegen meist Eier, die *ridibunda*- oder LR-Chromosomen besitzen. Auch die Männchen sollen überwiegend *ridibunda*-Gameten bilden. Diese Verhältnisse gibt GÜNTHER (1982) für gemischte *esculenta*-*lessonae*-Populationen an, die einen gewissen triploiden Anteil an Bastarden besitzen. Vermutlich aber sind die Verhältnisse in reinen *esculenta*-Populationen ähnlich. In der DDR dominieren bei den reinen Bastardvorkommen die LLR-Hybriden über die LR- und LRR-Individuen (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976). Unerklärlich bleibt das Fehlen der *ridibunda*- und *lessonae*-Phänotypen, die eigentlich entstehen müssen, wenn man von Zufallspaarungen ausgeht.

2.2.2.2 Introgression

Der besondere Fortpflanzungsmechanismus der Hybridogenese verhindert eigentlich das Eindringen von *lessonae*-Genen in *ridibunda*-Individuen und umgekehrt. Aufgrund des prämeiotischen Chromosomensatzausschlusses, kommt es nie zu einem Zufallsaustausch, wie er sonst für die Meiose charakteristisch ist.

Es ist deshalb erstaunlich, daß sich bei wenigen *ridibunda*- und *lessonae*-Individuen doch Allele der anderen Art finden lassen. Dies wird als Introgression bezeichnet (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; UZZELL, GÜNTHER u. BERGER 1977).

GÜNTHER u. HÄHNEL (1976) trennten das Enzym Laktatdehydrogenase

elektrophoretisch auf und fanden bei 1,9% der *lessonae*-Individuen *ridibunda*-Allele und bei 19,4% der *ridibunda*-Individuen *lessonae*-Allele. Man kann annehmen, daß durch die Tatsache, daß in einer *ridibunda-esculenta*-Population, durch den Bastard manchmal der *ridibunda*- und manchmal der *lessonae*-Chromosomensatz weitervererbt wird, es hier öfter zu Rekombinationen kommt. Deshalb tritt häufiger der Fall auf, daß ein *lessonae*-Allel in ein *ridibunda*-Individuum gelangt als umgekehrt (UZZELL, GÜNTHER u. BERGER 1977).

Zweifellos ist *Rana esculenta* der Überträger der fremden Allele und natürlich ist bei ihm auch die Introgression schon nachweisbar, was sich in homozygoten Mustern der Enzyme zeigt.

Wie es trotz der Hybridogenese zu Rekombinationen kommt, ist bisher ungeklärt.

B METHODE

Um das Lesen dieser Arbeit zu erleichtern, werden die Methoden an dieser Stelle nur zusammenfassend dargestellt. Die genaueren Erläuterungen befinden sich an den Stellen des Textes, wo auch die dazugehörigen Ergebnisse zu finden sind.

Vor diesen einzelnen Methodenabschnitten wird jeweils die bisher bekannte Literatur diskutiert, so daß der Leser in jedem Abschnitt immer alte Daten, Methoden und meine Ergebnisse nebeneinander findet.

Wegen dieses ungewöhnlichen Aufbaus der Arbeit hier nun eine kurze Übersicht über die angewandten Methoden :

Die Eier des Grünfroschlaichs wurden unter dem Binokular mit einem Meßokular vermessen (4.2.1 und 4.2.2).

Die Kaulquappen zog ich alle im Labor bis zur Metamorphose auf (4.3.1.4). Dann wurden sie abgetötet. Beim entnommenen Blut wurde anhand der Erythrozytengröße bestimmt, ob es sich um Triploide handelt (4.3.2.1). Durch den Gen-Dosis-Effekt bei der Elektrophorese des Albumins (4.3.1.2) konnte ich immer zwischen LLR- und LRR-Triploiden unterscheiden.

Bei den im Freiland gefangenen Kaulquappen (4.3.1.4) wurden zusätzlich 4 Muskelenzyme untersucht (4.3.1.3), um eventuell Hinweise auf Introgression zu bekommen. Auch bei einigen wenigen Schlüpflingen wurde diese Methode angewandt (4.3.2.2).

Das Wachstum der Kaulquappen wurde mit Hilfe von Millimeterpapier verfolgt, das unter die schwimmenden Kaulquappen gehalten wurde (4.3.3.1).

C ERGEBNISSE

3 Verbreitung der Grünfrösche in Niedersachsen

Alle drei mitteleuropäischen Grünfroschformen kommen in Niedersachsen zusammen vor, wobei *Rana esculenta* mit Abstand der häufigste Vertreter ist. Er besiedelt auch heute noch nahezu das gesamte Areal, und dank seiner ökologischen Anpassungsfähigkeit ist er in fast allen Gewässertypen zu finden.

Da die Kreuzungsexperimente von BERGER (1969) und GÜNTHER (1973) auf deutliche geographische Unterschiede beim Zusammenspiel innerhalb des Grünfroschkomplexes hinweisen, war es erste Grundvoraussetzung, mich über die Verbreitung der Grünfrösche in meinem Untersuchungsgebiet zu informieren, wobei mein Hauptinteresse den reinen Bastardpopulationen galt. Es erschien mir sinnvoll, die Erfassung auf die Bundesländer Bremen und Niedersachsen zu beschränken.

Weil es unmöglich ist, eine so große Anzahl von Grünfroschpopulationen bezüglich ihrer Zusammensetzung zu untersuchen, so daß sich daraus ein Verbreitungsbild ergibt, aus dem ersichtlich wird, wo reine *esculenta*-Populationen existieren, wählte ich eine andere Vorgehensweise.

Davon ausgehend, daß fast die gesamte Fläche Niedersachsens von *Rana esculenta* besiedelt ist - bis auf eine Ausnahme im nordwestlichen Küstenbereich - zog ich die Areale der beiden nur begrenzt vorkommenden Elternarten *R. ridibunda* und *R. lessonae* ab und ermittelte so das Gebiet, in dem ausschließlich Bastarde leben.

Über das Vorkommen von *R. ridibunda* lagen bereits einige Daten vor, weil diese Grünfroschart wegen ihrer auffallenden Stimme und Größe als gut abgrenzbar gilt (LEMMEL 1977; HECKENROTH u. LEMMEL 1979). Von *R. lessonae* wußte man außer der Tatsache, daß die Art wohl der niedersächsischen Herpetofauna angehört, praktisch nichts. So konzentrierte sich meine Erfassung ganz auf diese Elternart.

3.1 Die Verbreitung von *Rana lessonae* in Niedersachsen

Viele denken bei der Verbreitung von *Rana lessonae* einfach an die Verbreitung von *Rana esculenta*, da sie deren Areale für identisch halten. Sie erinnern sich an BERGERS Kreuzungsexperimente (1969), die zu beweisen schienen, daß der Bastard immer mit dieser Elternart zusammen vorkommen muß. Die Existenz von reinen *esculenta*-Populationen wird von ihnen nachwievor angezweifelt, und über das alleinige Auftreten von *R. lessonae* in einem größeren Gebiet ist bisher auch nichts bekannt geworden (GÜNTHER 1974).

So haben bei EBENDAL (1978) die beiden Grünfroschformen die meisten Grenzen gemeinsam. Auch Niedersachsen wird für beide als gemeinsamer Lebensraum angegeben. Erstaunlicherweise aber ist Schleswig-Holstein nicht mehr in der *R. lessonae*-Verbreitung enthalten, ohne daß dafür eine Quelle angegeben wird.

Aus den an Niedersachsen angrenzenden Ländern, wie den Niederlanden und der DDR, wird von umfangreichen *R. lessonae*-Vorkommen berichtet (GÜNTHER 1974; WIJNANDS 1977). So konnte damit gerechnet werden, daß *R. lessonae* auch in Niedersachsen individuenstark vertreten ist, zumal diese Art anmoorige Gewässer bevorzugt (GÜNTHER 1973), die in diesem Bundesland wegen seiner früheren umfangreichen Hoch- und Niedermoorgebiete noch häufig anzutreffen sind.

Eigene früheren Untersuchungen (EIKHORST 1980, 1981) ließen mich hingegen vermuten, daß *R. lessonae* zumindest in der weiteren Umgebung Bremens sehr selten ist oder gar nicht vorkommt.

3.1.1 Zusammenarbeit mit dem Niedersächsischen Landesverwaltungsamt

Das niedersächsische Landesverwaltungsamt in Hannover ist die zentrale Sammelstelle für die Daten der Erfassung der Flora und Fauna dieses Bundeslandes. Die Daten werden dort im Artenschutzprogramm eingesetzt und zur Ausweisung schutzwürdiger Bereiche genutzt.

Die meisten Nachweise stammen von ehrenamtlichen Mitarbeitern. Deren Anzahl liegt allein im Bereich der Herpetofauna in einer Größenordnung von mehreren hundert. Die eingehenden Meldungen werden in der Regel ungeprüft in die Kartei des Landesverwaltungsamtes übernommen.

Die punktgenauen Angaben setzt das Amt in eine Rasterkartierung auf der Grundlage von Meßtischblattvierteln (TK 25/4) um. Sie vermitteln einen guten Eindruck über die Verbreitung und verhindern gleichzeitig eine Gefährdung von seltenen Arten durch Bekanntgabe der genauen Fundorte. Rasterkartierungen der niedersächsischen Herpetofauna erschienen bisher zweimal (LEMMEL 1977; HECKENROTH u. LEMMEL 1979). Für meine Arbeit erhielt ich vom Landesverwaltungsamt die aktuellsten Karten der Grünfroschverbreitung, die bisher unveröffentlicht sind und alle Daten einschließlich des Jahres 1980 enthalten.

Für die Arten *R. esculenta* und *R. ridibunda* konnte ich die vorliegenden Daten des Amtes übernehmen. Aber über *R. lessonae* lagen so gut wie keine Angaben vor, was dazu führte, daß ich in Zusammenarbeit mit dem Amt mit einer Erfassung dieser Art begann, denn auch dort lag ein Interesse vor, Kenntnisse über den Kleinen Teichfrosch in Niedersachsen zu gewinnen. Für die Beantwortung meiner Fragestellung hatte ich den Vorteil, die vielen ehrenamtlichen Mitarbeiter für meine Sache einsetzen zu können. Mit Hilfe eines von mir zusammengestellten Bestimmungsschlüssels wurden die Melder in die Lage versetzt, *R. lessonae* zu identifizieren oder zumindest einen Verdacht zu äußern. Die im Landesverwaltungsamt eingegangenen Hinweise wurden unverzüglich an mich weitergeleitet und von mir überprüft.

Die Erfassung von *R. lessonae* lief über drei Jahre (1981-83). Für die Erleichterung der eigentlichen Kartierungsarbeit wurden auch Fragen zur Morphologie und Ökologie, wie z. B. Färbung und Habitatsprüche, untersucht.

3.1.2 Kenntnisstand bis 1981

Bis zu dem Zeitpunkt, an dem LEMMEL (1977) alle ihm bekannten Nachweise der niedersächsischen Herpetofauna zusammenstellte, befaßten sich die Veröffentlichungen überwiegend mit einzelnen Arten in eng begrenzten Gebieten. Umfangreichere zusammenfassende Arbeiten lagen nur von LÖNS (1905) und RÜHMEKORF (1970) vor, die aber beide *R. lessonae* nicht als eigene Art kannten.

LEMMEL (1977) weiß von der Existenz von *R. lessonae*, den er in seiner Arbeit als Grünfrosch-"Typ" bezeichnet und für den er einige oberflächliche Merkmale angibt. Er selbst konnte bis zum Erscheinungszeitpunkt seiner Arbeit fünf Nachweise in die Kartei des niedersächsischen Landesverwaltungsamtes einbringen, die er aber nicht veröffentlichte.

Bei der Wiederauflage der Verbreitungskarten 1979 durch HECKENROTH u. LEMMEL wird gesagt, daß die Unterscheidung von Teichfrosch und Kleinem Teichfrosch nicht so eindeutig ist, daß sie immer vor Ort vorgenommen werden kann. Deshalb werden die beiden "Arten" auf einer Karte undifferenziert gemeinsam aufgeführt.

Als ich 1981 mit meiner Erfassungsarbeit begann, lagen mittlerweile neun Nachweise im Amt vor; sechs davon stammten von LEMMEL.

Außerdem erschien 1980 eine Untersuchung zum Vorkommen der Grünfrösche im Raum Herzberg am Harz und Northeim (MEINEKE 1980). MEINEKE vermaß 457 Grünfrösche und entdeckte an sieben Gewässern die Art *R. lessonae*. Er fand den Kleinen Teichfrosch bevorzugt in natürlichen Kleingewässern im Wald oder in Waldnähe. Dort lebt er zusammen mit *R. esculenta*. An drei Fundorten kommen sogar alle drei Grünfroschformen nebeneinander vor, da aufgrund verschiedener Sukzessionsstadien die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche von *R. lessonae* und *R. ridibunda* in enger Nachbarschaft erfüllt sind.

3.1.3 Erarbeitung einer Bestimmungshilfe

Es existierten keine Bestimmungsbücher mit deren Hilfe es möglich gewesen wäre, *R. lessonae* mit ausreichender Sicherheit anzusprechen. Deshalb wurde es notwendig, etwas entsprechendes anhand der Literatur zusammenzustellen.

Ein von mir erstellter Bestimmungsschlüssel erschien zunächst 1981 als vierseitiger Text mit drei Abbildungen in einer Auflage von 1000 Stück. Nach einer knappen Einführung in die Bastardierungsproblematik wird aufgezählt, in welchen Populationszusammensetzungen man die drei mitteleuropäischen Grünfrösche vorfindet. Auf Wunsch des Landesverwaltungsamtes sollte *R. ridibunda* mit aufgenommen werden, um die Erfassung auch dieser Art voranzutreiben.

Nach einem Hinweis auf die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche folgt die Einzelbeschreibung der drei Formen, angelehnt an die Merkmale, die FELDMANN u. PREYWISCH (1973) und TUNNER u. DOBROWSKY (1976) als charakteristisch angeben. Dabei wird auf die unterschiedlichen Kopf-Rumpf-Längen, die Rückenfärbungen, die Farben der Oberschenkelinnenseiten und Bauchseiten- und Schallblasenfärbungen eingegangen.

Eine Abbildung verdeutlicht die Differenzen in der relativen Tibiallänge und eine zweite zeigt die verschieden großen und unterschiedlich geformten Fersenhöcker, die als das sicherste Unterscheidungsmerkmal gelten. Zum einen ist die Wölbung für jede der drei Formen typisch, zum anderen ermöglicht die Größe im Verhältnis zur 1. Zehe eine zuverlässige Zuordnung.

Abschließend ist noch ein Kapitel über die unterschiedlichen Paarungsrufe angefügt. Allerdings betrifft dies hauptsächlich das Identifizieren von *R. ridibunda*, der durch seine keckernden Lautäußerungen auffällt. Die Paarungsrufe von *R. lessonae* und *R. esculenta* sind zwar auch verschieden, doch es erfordert schon einige Übung, die Formen an der Stimme zu erkennen, zumal es durch Temperaturabhängigkeit und dem Auftreten von triploiden Rufern bei *R. esculenta* zu einer starken Ähnlichkeit kommt. Dies läßt sich mit den abgebildeten Schalldruckpegeln zu unzureichend vermitteln.

1983 erschien eine neue Auflage des Bestimmungsschlüssels, wobei nun drei Farbfotos eingefügt waren. Sie zeigen jeweils ein Tier der drei

Grünfroschformen. Bei der Aufnahme von *R. lessonae* handelt es sich um ein ausgesprochen gelbgrünes Männchen zur Paarungszeit. Im Text wurde nun zusätzlich auf das Merkmal Rauheit und Warzigkeit der Rückenhaut eingegangen, das MEINEKE (1980) aufgezeigt hatte. Von dieser überarbeiteten Auflage erschienen 2000 Exemplare.

Die Konzeption übernahm bei beiden Auflagen R. PODLOUCKY von der Fachbehörde für Naturschutz; M. HÄHNEL zeichnete einen *R. lessonae* und entwarf eine räumlich wirkende Darstellung des Fersenhöckers.

3.1.4 Morphologische Merkmale von *Rana lessonae*

Zu Beginn der Erfassung besaß ich noch wenig Erfahrung mit den charakteristischen Merkmalen von *R. lessonae*, da ich vor diesem Zeitpunkt nur einmal Tiere dieser Art gefangen hatte. So mußte ich beim Erstellen des Bestimmungsschlüssels auf Hinweise aus der Literatur zurückgreifen.

Im Laufe der dreijährigen Kartierung gewann ich viele neue Erkenntnisse über das äußere Erscheinungsbild von *Rana lessonae*. Obwohl das Identifizieren des Kleinen Teichfrosches in dieser Arbeit eine Randproblematik ist, möchte ich doch meine Erkenntnisse auf diesem Gebiet kurz darstellen.

Solch eine Aufstellung wird anderen Kartierern von Nutzen sein, allerdings ist dabei zu bedenken, daß sich alle Angaben auf Tiere beziehen, die in Niedersachsen gefunden wurden.

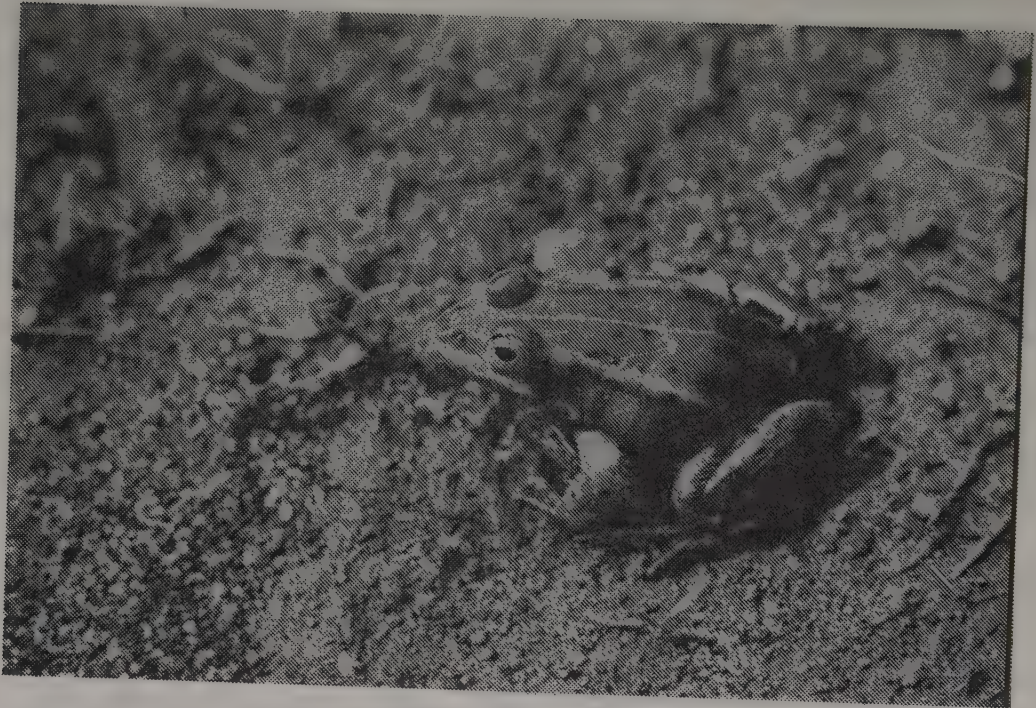


Abb.6: *Rana lessonae* -Männchen



Abb.7: *Rana lessonae* -Weibchen

3.1.4.1 Maße und Gewichte

R. lessonae ist der kleinste Vertreter der drei mitteleuropäischen Grünfroschformen. Er wird kaum größer als 6 cm Kopf-Rumpf-Länge (TUNNER u. DOBROWSKY 1976).

Im Mai und August 1983 vermaß ich im Dudenser Moor 37 Kleine Teichfrösche. Das größte Männchen hatte eine Kopf-Rumpf-Länge von 5,8 cm, das größte Weibchen maß 6,1 cm. Das schwerste Männchen wog 16,5g und schwerste Weibchen 23,5 g.

Das beste Erkennungsmerkmal für *R. lessonae* ist Größe und Form des Fersenhöckers (Callus internus). Bei dieser Species ist er gleichmäßig halbmondförmig aufgewölbt, während bei *R. esculenta* der Hochpunkt immer etwas verschoben ist. Dies trifft auch auf triploide Bastarde zu, die einen doppelten *lessonae*-Chromosomensatz besitzen und dadurch der Elterart besonders ähnlich sind. Ihr Callus internus ist niemals so halbkreisförmig wie bei *R. lessonae*, so daß eine morphologische Unterscheidung auch beim Auftreten von triploiden *R. esculenta* durchaus möglich ist.

Die Größe des Callus internus kann nicht als absolute Größe betrachtet werden, da sie mit der Körpergröße korreliert ist. Deshalb hat sich der Index Länge der 1. Zehe/Fersenhöckergröße (Digitus primus/Callus internus) eingebürgert. Er kann als Unterscheidungsmerkmal verwendet werden, da die Werte für *R. lessonae* unter 2 liegen, während sie für *R. esculenta* meist größer als 2 sind (BERGER 1969). *R. lessonae* besitzt also einen relativ großen Höcker, den er als Landüberwinterer zum Eingraben benötigt.

Bei den im Dudenser Moor vermessenen Kleinen Teichfröschen lagen die Indexwerte zwischen 1,37 und 1,84 - und damit noch deutlich niedriger als 2.

3.1.4.2 Färbung

Männchen und Weibchen von *R. lessonae* unterscheiden sich deutlich in der Färbung.

Die Männchen sind das ganze Jahr über an einer gelbgrünen Rückenfärbung zu erkennen, die sich zur Laichzeit zum Gelb hin intensiviert. Die meisten Männchen zeigen auf dem hinteren Teil des Rückens nur wenige schwarze Flecken. Sie können im Extremfall auch nahezu vollständig verschwinden. Eine gelbe Rückenmittellinie ist zwar vorhanden, aber sehr unauffällig, da sie sich aus der Färbung des Rückens kaum hervorhebt.

Besonders charakteristisch ist der einheitlich gelbliche Kopf, ohne die schwarzen Streifen, die die *esculenta*-Männchen besitzen. Bei *R. lessonae* ist auch das Trommelfell grün. Die goldene Iris der Augen ist sehr auffällig. (Abb.6)

Bauch und Kehle sind rein weiß, bis auf ein wenig gelb, daß immer auf Höhe der Schallblasen zu finden ist. Dieses Gelb weitet sich zur Paarungszeit aus und kann die gesamte Kehle bedecken. Die Schallblasen sind weiß.

Die Färbung der Weibchen ist der von *R. esculenta* so ähnlich, daß eine Unterscheidung auf den ersten Blick unmöglich erscheint. Einige Charakteristika sind aber doch vorhanden und sollen hier aufgezeigt werden. Große Weibchen besitzen breite schwarze Zonen, die sich an den Körperseiten und an der Rückendrüsenaiste entlangziehen. Diese schwarzen Felder sind durch eine gelbe Übergangszone kontrastreich gegen das helle Grasgrün der Flanken abgesetzt. An der Innenseite der Drüsenaisten läuft meist ein goldfarbiger Streifen. Dazwischen, in der Rückenmitte, läuft die bei den Grünfröschen weitverbreitete helle Mittellinie. Auffällig ist das Gelb an der Innenseite der Beinansätze. In der Beckenzone befindet sich viel Schwarz. Auf dem vorderen Teil des grasgrünen Rückens liegen einzelne rundliche, schwarze Flecken (Abb.7). Bei *R. esculenta* sind es oft deutlich mehr.

Wie *R. esculenta* besitzen auch die *lessonae*-Weibchen Streifen am Kopf, die vom goldenen Auge über das Nasenloch zum Mundrand und am Mundrand entlang laufen. Die Bauchseite ist zwar weiß, aber sie ist im Gegensatz zu den Männchen auf der ganzen Fläche mit großen grauen Flecken bedeckt.

Kleine Weibchen von *R. lessonae* unterscheiden sich von den großen durch ihre gelbgrünere Färbung. Die schwarzen Flecken an den Körperseiten und den Drüsenleisten sind schmaler und gehen ins grau. Die Bauchseite ist wie bei den Männchen weiß. Die graue Fleckung ist auf die Kehlgregion beschränkt.

3.1.5 Überprüfung der Fundorte

Trotz des Bestimmungsschlüssels mußte man damit rechnen, daß es bei der Kartierung von *R. lessonae* zu einer Reihe von Fehlbestimmungen kommen würde. Entgegen dem üblichen Erfassungsprogramm, bei dem die eintreffenden Meldungen ohne Kontrolle übernommen werden, mußte jede einzelne Meldung überprüft werden.

Zunächst plante ich, zusammen mit den Meldern das jeweilige Gewässer aufzusuchen. Dies erwies sich aber aufgrund von Schwierigkeiten bei den Terminabsprachen als undurchführbar. Auch die Idee, daß die Melder die Tiere, bei denen ein Verdacht auf *R. lessonae* vorlag, hältern sollten, bis ich sie überprüfen konnte, ließ sich nicht verwirklichen, da dies mit der Artenschutzverordnung nicht vereinbar ist.

Da alle bei mir eintreffenden Erfassungsbögen mit einem Kartenausschnitt mit eingezeichnetem Fundort versehen waren, konnte ich die Gewässer auch ohne Rückkopplung zu den Meldern aufsuchen.

Die Kontrollen wurden von Mai bis Oktober durchgeführt, wobei versucht wurde den Schwerpunkt wegen der Laichaktivität auf das Frühjahr zu legen. Leider konnte dies durch verzögert eintreffende Meldebögen nicht immer geschehen. Meist wurden mehrere in derselben Gegend liegende Teiche an einem Tag angefahren. An jedem Fundort betrug die Mindestaufenthaltsgedauer eine Stunde. So konnten drei bis fünf Gewässer auf einer Exkursion abgesucht werden.

Um die Frösche richtig ansprechen zu können, war der Fang der Tiere unvermeidlich. Dafür verwendete ich Kescher mit einem Durchmesser von ca. 40 cm, die den Froschfang auch am Tage ermöglichen, so daß Nachtextkursionen, auf denen das Erbeuten der Tiere sehr erleichtert ist

(TUNNER u. DOBROWSKY 1976), nicht notwendig wurden. Unterstützung bekam ich von freiwilligen Helfern, die mich auf den Kontrollfahrten begleiteten und beim Fang behilflich waren.

Zusätzlich zu den morphologischen Erkennungsmerkmalen von *R. lessonae* wurde auch dessen Stimme, d. h. der Paarungsruf, zur Differenzierung eingesetzt. An zwei Gewässern konnten wegen des ungünstigen Geländes keine Kleinen Teichfrösche gefangen werden, so daß hier der Nachweis nur auf dem Verhören der Art beruht.

Zunächst war geplant, bei Fröschen, die vorort nicht eindeutig zu bestimmen sind, biochemische Untersuchungen zur endgültigen Feststellung ihrer Formenzugehörigkeit durchzuführen. Dies wurde aber nur in einem Fall notwendig. Ein Grünfrosch aus dem Allertal bei Verden erwies sich nach der elektrophoretischen Auftrennung seines Albumins als triploider *R. esculenta*. Ansonsten wurden nur morphologisch eindeutig anzusprechende *R. lessonae* gefangen.

Die Schwierigkeit bei dieser Kontrollmethode ist, daß ein bestätigender Nachweis bei Populationen, in denen nur einzelne *R. lessonae* vorkommen, fast unmöglich ist. Diese Tiere in der kurzen Zeit zu finden und auch noch zu fangen, kann nur mit Glück gelingen. So lag der Fall z. B. an den Leiferder Fischteichen, wo mir erst beim zweiten Besuch der zufällige Fang eines *lessonae*-Männchens gelang, nachdem ich bereits dutzende von Teichfröschen erbeutet hatte.

Meist aber ist *R. lessonae* zu einem wesentlichen Anteil in der Population vertreten, so daß dieses Problem begrenzt bleibt. Insgesamt muß aber gesagt werden, daß bei dieser Methode nur positive Nachweise erbracht werden. Aussagen über ein Nichtvorkommen von *R. lessonae* an jenem Standort sind nicht möglich.

Die Abb.8 zeigt aus welchen Teilen Niedersachsens Meldungen vorliegen. Aus weiten Bereichen des Bundeslandes kamen Hinweise auf Vorkommen des Kleinen Teichfrosches; nur aus dem Norden und Nordwesten fehlen sie völlig. Die meisten Meldungen trafen aus der Umgebung des Steinhuder Meeres und östlich angrenzender Gebiete ein.

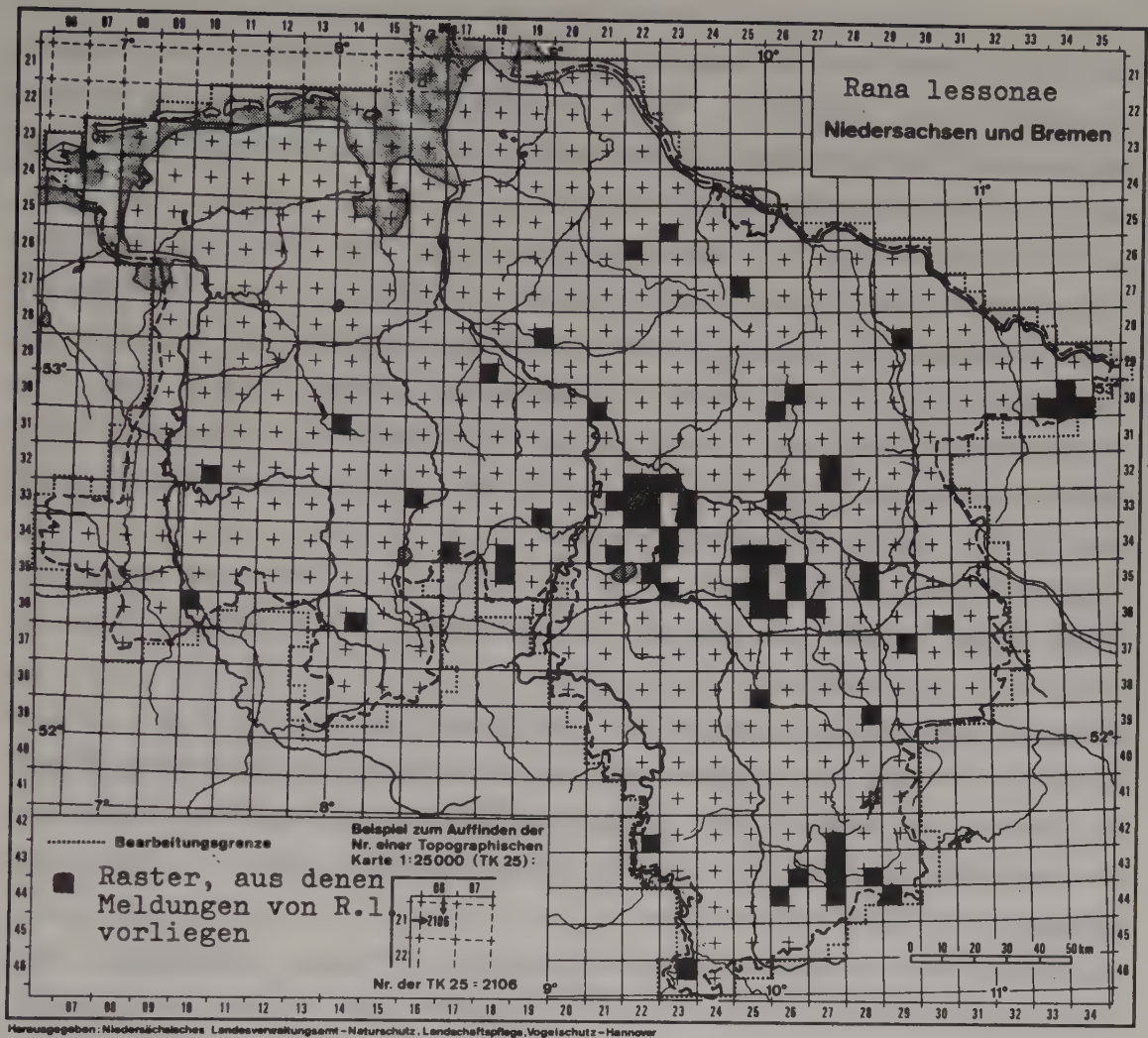


Abb.8: Raster (TK 25/4) in Niedersachsen, aus denen Hinweise auf *Rana lessonae* vorliegen.

Darstellung aller Meldungen (auch die, die nicht bestätigt werden konnten) von ehrenamtlichen Mitarbeitern des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes.

3.1.6 Habitatansprüche

Über das Habitat von *R. lessonae* sind bisher nur sehr allgemeine Angaben gemacht worden. GÜNTHER (1974) fand ihn hauptsächlich in anmoorigen Waldtümpeln und sumpfigen Wiesenweihern, aber auch in einigen eutrophen Seen traf er auf einzelne Exemplare.

In Niedersachsen lebt *R. lessonae* in der Regel im Moor. Am Rand der Teiche stehen zwar Bäume, aber hier von Waldtümpeln zu sprechen, ist nicht gerechtfertigt, da der Bewuchs doch recht aufgelockert ist. Inwieweit *R. lessonae* ins Hochmoor vorzudringen vermag, läßt sich für Niedersachsen nicht mehr nachprüfen, da entsprechende Flächen inzwischen völlig verschwunden sind. Ich gehe davon aus, daß der Kleine Teichfrosch eher ein Bewohner der Moorrandbereiche ist.

Relativ schattige Waldtümpel nutzt *R. lessonae* am Harzrand (MEINEKE 1980). Dabei handelt es sich um Kleingewässer, die natürlichen Ursprungs sind, wie z. B. Erdfälle.

Größere Seen werden weitgehend gemieden. Doch fand ich wie bereits erwähnt ein Männchen in einem großen Fischteich. In der Umgebung liegen hier Moore, die einen guten Bestand an Kleinen Teichfröschen aufweisen. So wäre es möglich, daß immer wieder einzelne Tiere in den nahe gelegenen Fischteich einwandern.

Nachweise von *R. lessonae* in einer Kiesgrube gelangen KLÖCKNER (1981) und SCHUCHARDT (1983). Hier in Weddel bei Braunschweig leben offensichtlich unter hunderten von *R. esculenta* nur wenige *R. lessonae*. Außergewöhnlich ist, neben dem unerwarteten Auftreten des Kleinen Teichfrosches in diesem Habitat, daß man hier ebenfalls *R. ridibunda* antrifft. Somit ist es der einzige bisher bekannte Platz in Niedersachsen, an dem die beiden Elternarten wirklich sympatrisch vorkommen.

MEINEKE (1980) beschreibt zwar auch ein Aufeinandertreffen der beiden Grünfroscharten, erklärt dies aber durch das enge Nebeneinander der entsprechenden Gewässertypen. Es ist auch nicht auszuschließen, daß die Tiere der Elternarten in der Kiesgrube bei Weddel aus Bastardkreuzungen entstehen (vgl. GÜNTHER 1973).

In Gegensatz zu den Braunfröschen bleiben die Grünfrösche auch nach dem Abbläuen am Teich. Sie sonnen sich im Uferbereich und flüchten bei Gefahr blitzschnell ins Wasser. Entsprechende Beobachtungen lassen

allerdings den Schluß zu, daß *R. lessonae* zumindest teilweise zu einer terrestrischen Lebensweise übergeht. PREYWISCH in FELDMANN (1981) schreibt, daß die Landhabitate in unbekannter Entfernung, aber mindestens 100 m vom Laichplatz entfernt liegen. Bei dem von ihm erwähnten Fall handelt es sich um einen Buchenwald.

Ich konnte ebenfalls im August im Dudenser Moor mehrere *R. lessonae* auf einer dem Laichplatz nahen Wiese fangen. Aber man findet zu dieser Zeit auch viele Individuen der Art am Gewässer.

Geklärt ist für *R. lessonae* die Form der Überwinterung; es handelt sich um Landüberwinterer (BERGER 1970). Als Hilfsorgan zum Eingraben dient der große Fersenhöcker. Im September verlassen zunächst die adulten Tiere den Uferbereich, und man findet ausschließlich Diesjährige am Gewässer, die erst später ein geeignetes Winterquartier aufsuchen. Wo und in welcher Entfernung vom Wasser die Überwinterungsplätze liegen, ist bisher unbekannt.

Im April sind dann die adulten Kleinen Teichfrösche wieder am Gewässer zu finden, wo sie im Mai mit dem Laichgeschäft beginnen.

Charakteristisch für Niedersachsen sind kleine Teiche in alten Mooregebieten. Der pH-Wert des Wassers ist sauer. Nach HEYM u. PAEPKE (1978) ist *R. lessonae* in Gewässern ab pH 5,5 häufiger als in schwach basischen. Die von mir gemessenen Werte lagen zum Teil unter pH 5, aber auch manchmal bei pH 6, wie z. B. im August im Dudenser Moor und in der Schotenheide; beides Grünfroschpopulationen mit einem hohen *lessonae*-Anteil.

Da ich den pH-Wert für ein nicht hinreichendes Kriterium zur Charakterisierung von Gewässern halte, betrachtete ich außerdem, die für einen Laichplatz von *R. lessonae* typischen Pflanzen (Tab.1). Die Pflanzenaufnahmen lagen zum Teil im Niedersächsischen Landesverwaltungsamt vor oder wurden auf meinen Wunsch hin angefertigt. In der Aufstellung von acht Teichen sind alle im näheren Umfeld des Teiches wachsenden Pflanzen berücksichtigt.

An Bäumen sind Birken (*Betula spec.*) und Waldkiefern (*Pinus sylvestris*) oder Weiden (*Salix spec.*) und Schwarerlen (*Alnus glutinosa*) mehrmals vertreten. Direkt am Ufer stehen die Flatterbinse (*Juncus effusus*) und der Breitblättrige Rohrkolben (*Typha latifolia*). Besonders charakteristisch ist das Auftreten von Torfmoos (*Sphagnum spec.*) und schmalblättrigem Wollgras (*Eriophorum angustifolium*). Auch Pflanzen wie das Pfeifengras

Tab.1: Vegetation am Laichgewässer von *Rana lessonae*.

An acht Laichgewässern nahmen Kartierer des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes die Ufervegetation auf:

Schwarze Baggerkuhlen, Fahles Moor, Wendesser Moor, Bannsee, Dudenser Moor, Wendener Moor, Ahldener Schotenheide und Lichtenmoor.

Es wurde gefunden:

7x	Schmaiblättriges Wollgras	<i>Eriophorum angustifolium</i>
	Flutterbinse	<i>Juncus effusus</i>
	Pfeifengras	<i>Molinia caerulea</i>
6x	Birke	<i>Betula spec.</i>
	Torfmoos	<i>Sphagnum spec</i>
	Breitblättriger Rohrkolben	<i>Typha latifolia</i>
5x	Geschnäbelte Segge	<i>Carex rostrata</i>
	Echte Glockenheide	<i>Erica tetralix</i>
4x	Waldkiefer	<i>Pinus sylvestris</i>
	Weide	<i>Salix spec.</i>
3x	Schwarzerle	<i>Alnus glutinosa</i>
	Sumpfbblutauge	<i>Comarum palustre</i>
	Wassernabel	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>
	Kleine Wasserlinse	<i>Lemna minor</i>
	Schilfrohr	<i>Phragmites communis</i>
2x	Sumpfrosmarin	<i>Andromeda polifolia</i>
	Besenheide	<i>Calluna vulgaris</i>
	Wiesensegge	<i>Carex nigra</i>
	Mittlerer Sonnentau	<i>Drosera intermedia</i>
	Rundblättriger Sonnentau	<i>Drosera rotundifolia</i>
	Gemeines Sumpfried	<i>Eleocharis palustris</i>
	Froschbiß	<i>Hydrochais morsus-ranae</i>
	Knäuelbinse	<i>Juncus conglomeratus</i>
	Gemeiner Wolfstrapp	<i>Lycopus europaeus</i>
	Wassermintze	<i>Mentha aquatica</i>
	Gagelstrauch	<i>Myrica gale</i>
	Weißer Seerose	<i>Nymphaea alba</i>
	Sumpfhhaarstrang	<i>Peucedanum palustre</i>
	Beere	<i>Rubus spec.</i>
	Bittersüßer Nachtschatten	<i>Solanum dulcamara</i>

(*Molinia caerulea*), Sumpfschmarin (*Andromeda polifolia*), Rundblättriger und Mittlerer Sonnentau (*Drosera rotundifolia* u. *Drosera intermedia*) verdeutlichen, daß es sich um Gewässer in Mooren handelt.

Aufschlußreich ist auch die Betrachtung der Herpetofauna, die gemeinsam mit *R. lessonae* vorkommt. Ich stellte alle verfügbaren Daten des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes über die Amphibien, die in *lessonae*-Gewässern laichen zusammen. Auch die Reptilien der Umgebung wurden berücksichtigt. Die Daten sind sicher nicht vollständig, geben aber einen interessanten Überblick. Bei den Angaben über die Amphibien aus dem Oppenweher und Altwarmbüchener Moor und von Lichtenhorst wird nicht ersichtlich, ob die Arten tatsächlich in demselben Gewässer wie *R. lessonae* laichen.

R. esculenta ist in die Tabelle nicht aufgenommen, da bisher in Niedersachsen nur Laichplätze bekannt sind, an denen er mit *R. lessonae* zusammen vorkommt. Reine *lessonae*-Populationen scheinen überall selten zu sein (GÜNTHER 1974).

In fast allen Fällen lebt der Kleine Teichfrosch an einem Gewässer, in dem auch der Moorfrosch (*Rana arvalis*) laicht. Er bevorzugt ebenfalls die sauren Tümpel des Hochmoorrandbereiches, der Niedermoore und des anmoorigen Grünlandes. Wie wohl auch bei *R. lessonae* stirbt der Laich ab, wenn der pH-Wert deutlich unter pH 5 sinkt, was in Hochmoorkolken die Regel ist (LEMMEL 1977).

Die Ubiquisten Grasfrosch (*Rana temporaria*), Erdkröte (*Bufo bufo*) und Teichmolch (*Triturus vulgaris*) nutzen die Teiche auch als Laichplatz. Es ist ihnen aufgrund ihrer geringen Spezialisierung möglich, ihre Nachkommen in den unterschiedlichsten Gewässern zur Entwicklung zu bringen.

Interessant ist das häufige Zusammenleben von *R. lessonae* mit der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*). Sie bevorzugt mehr die sonnenexponierten Wiesentümpel, die auch sehr vegetationslos sein können (LEMMEL 1977). Ihr Verbreitungsschwerpunkt in Niedersachsen deckt sich mit dem von *R. lessonae*, was das häufige Zusammentreffen erklärt.

Daß der Kleine Teichfrosch ein Moorbewohner ist, zeigt auch das gemeinsame Vorkommen mit der Waldeidechse (*Lacerta vivipara*), die solche Standorte im Gegensatz zu ihrem deutschen Namen auch sehr gern besiedelt, und mit den Schlangen Kreuzotter (*Vipera berus*) und Schlingnatter (*Coronella austriaca*), die Hochmoorränder und Heiden als Lebensraum präferieren.

Fundorte von <i>Rana lessonae</i>	Bufo bufo	Bufo calamita	Pelobates fuscus	Rana temporaria	Rana arvalis	Rana ridibunda	Hyla arborea	Triturus vulgaris	Triturus cristatus	Triturus alpestris	Lacerta vivipara	Lacerta agilis	Anguis fragilis	Uatrix natriz	Coronella austriaca	Vipera berus
Oppenweher M.	x	x	x		x		x	x	x		x					x
Steinbrink	x	x	x	x					x							
Schw. Baggerk.					x						x					
Bannsee			x	x	x							x		x	x	
Dudenser M.	x			x	x			x						x		
Lichtenhorst		x	x		x			x								
Eilte	x		x					x	x							
Vesbeck NO					x											
Vesbeck MSG		x		x	x						x	x				
Altwarmbüchener M.	x	x	x	x	x			x	x	x	x		x		x	x
Brunnenmoor	x			x	x						x					
Beerbusch	x			x	x											
Fahles M.	x		x	x	x			x			x				x	x
Wendesser M.					x			x	x					x		
Leiferde	x		x	x	x						x	x				
Veddel	x	x	x	x	x	x										
Lomitz S	x			x	x		x	x								

Tab.2: Das Zusammentreffen von *Rana lessonae* mit anderen Arten der niedersächsischen Herpetofauna.

Zusammengestellt aus Daten des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes.

Die Ringelnatter (*Natrix natrix*) ist wahrscheinlich des öfteren übersehen worden. Man kann erwarten, daß bei individuenstarken Grünfroschpopulationen diese Art als Prädator auftritt. Die Ringelnatter meidet Moore nicht.

Wie bereits erwähnt, trifft *R. lessonae* nur einmal auf *R. ridibunda*, was wegen der deutlich unterschiedlichen ökologischen Ansprüche nicht verwunderlich ist. Der Seefrosch bevorzugt Seen und Altarme in der Nähe großer Flüsse (GÜNTHER 1974).

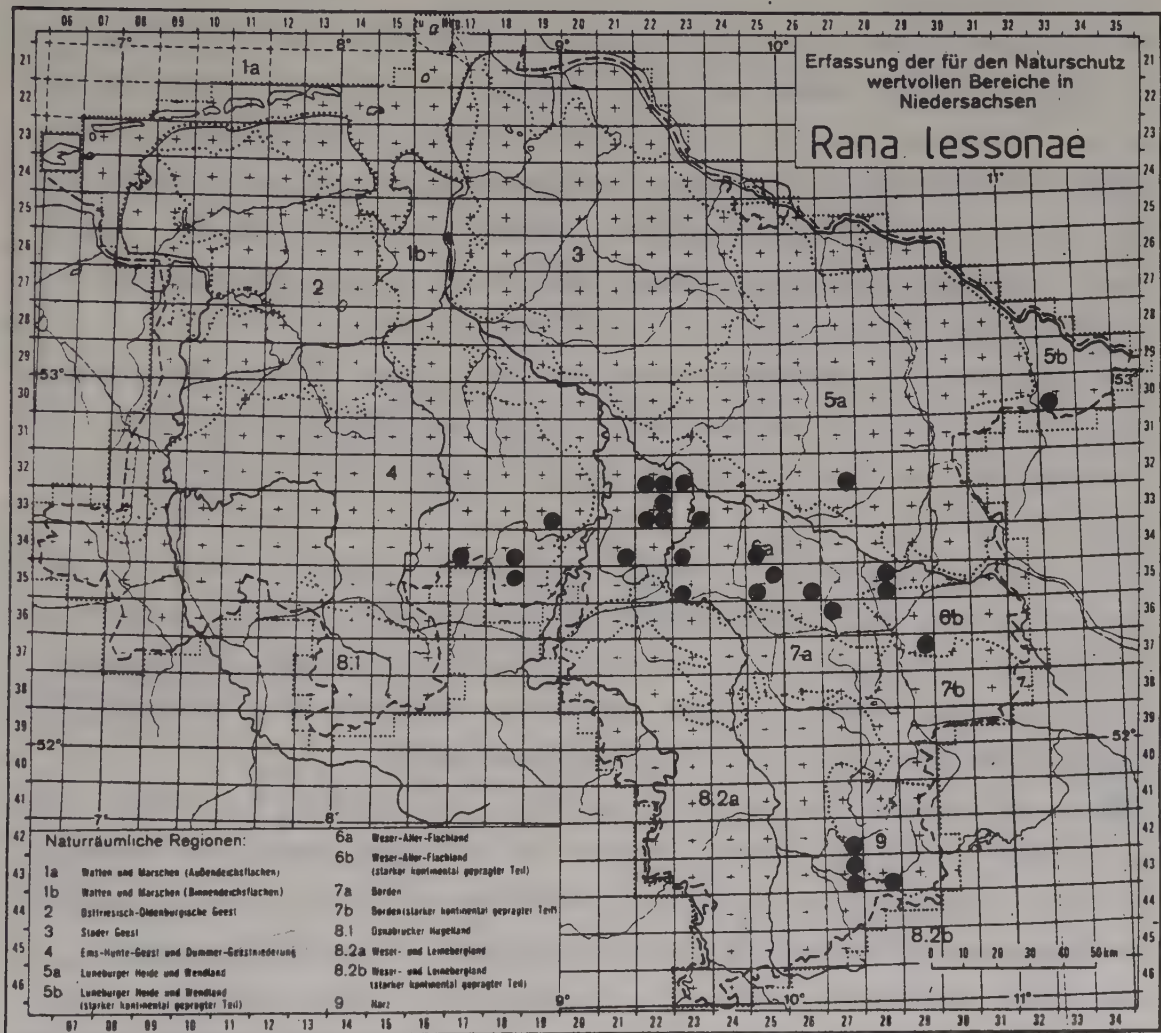


Abb.9: Rasterkartierung (TK 25/4) des Vorkommens von *Rana lessonae* in Niedersachsen unter Berücksichtigung der naturräumlichen Gliederung des Bundeslandes.

3.1.7 Aktueller Kenntnisstand

Bedenken, ob durch die Schwierigkeiten bei der Erfassung, bereits nach drei Jahren grundlegende Aussagen über die Verbreitung von *R. lessonae* in Niedersachsen möglich sind, werden beim Betrachten der Ergebnisse der bisher durchgeführten Kartierung (Abb.9) entkräftet. Wenn man Abb.9 mit Abb.8 vergleicht, auf der alle Gebiete eingezeichnet sind, aus denen Meldungen eintrafen, so erkennt man, daß das erhaltene Verbreitungsgebiet in sich stimmig ist.

76 Fundorte wurden von mir überprüft, und ich konnte das Vorkommen an 23 dieser Gewässer bestätigen. Dazu kommen 2 Teiche im Wendland, die bei der Erfassung entdeckt wurden, da sie in enger Nachbarschaft zu einem weiteren Tümpel mit dem Kleinen Teichfrosch liegen, und die 7 Fundplätze von MEINEKE (1980) am Harzrand, demnach insgesamt 32. Sie sind in Abb.9 nicht punktgenau eingetragen, sondern als Rasterkartierung auf der Grundlage von Meßtischblattvierteln (1:25000) dargestellt.

Das Vorkommen im Oppenweher Moor, das östlich des Dümmer liegt, wurde mit in die Karte aufgenommen. Durch das Moor zieht sich die Landesgrenze, so daß der eigentliche Fangplatz bereits zu Nordrhein-Westfalen gehört.

Das Verbreitungsgebiet zerfällt in zwei Teile. Zwischen den Harzvorkommen, die in Höhen zwischen 195 und 230 m liegen, und einem keilförmigen Vorkommen, das sich von Osten verjüngend nach Niedersachsen hinein erstreckt, scheint es keine Verbindung zu geben. Die Südgrenze des Keils ist das Bergvorland (bzw. der Mittellandkanal).

Die naturräumliche Gliederung verdeutlicht, daß bereits die Börden von *R. lessonae* gemieden werden. Weshalb die Art dann wieder am Harzrand gefunden wird, ist erstaunlich, könnte allerdings durch den dortigen Kontakt mit angrenzenden Vorkommen in der DDR (siehe 3.1.8) erklärt werden.

Der Kleine Teichfrosch besiedelt in Niedersachsen hauptsächlich das Weser-Aller-Flachland. Im Westen erreicht er die Dümmer-Geest-Niederung und im Nordosten findet man ihn im Wendland und an einem einzelnen Punkt am Südrand der Lüneburger Heide. Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt nördlich und östlich des Steinhuder Meeres. In den meisten dieser Gebiete liegen umfangreiche Moore.

In den Mooren im Westen und Norden Niedersachsens fehlt *R. lessonae*

dagegen ganz.

Es wäre aber denkbar, daß an der Nordgrenze noch weitere Vorkommen von *R. lessonae* entdeckt werden können. Dabei ist die Lüneburger Heide als Lebensraum wohl ungeeignet. Aus Harsefeld westlich Hamburg liegen Fotos vor, die wahrscheinlich *lessonae*-Männchen zeigen. Bei zwei Kontrollen gelang jedoch kein bestätigender Nachweis. Daß die Tiere hier ausgesetzt worden sind, wird ausgeschlossen (PODLOUCKY mündlich).

Eine Klärung für das mögliche Vorkommen von *R. lessonae* in diesen Gebieten bringt eventuell die Betrachtung seiner Verbreitung in angrenzenden Ländern.



Abb.10: Verbreitung von *Rana lessonae* in Niedersachsen und den angrenzenden Ländern.

3.1.8 Verbreitung von *Rana lessonae* in angrenzenden Ländern

Obwohl man die Erfassung der Amphibien überall voran treibt, wird in keinem der Programme eine Kartierung von *R. lessonae* vorgenommen. *R. ridibunda* wird überall als gut unterscheidbare Art abgetrennt, aber eine Differenzierung zwischen Kleinem Teichfrosch und Teichfrosch nimmt man nicht vor. Leider verbreiten auch mehrere Herpetologen zu Unrecht die Meinung, daß eine morphologische Unterscheidung der beiden unmöglich ist (HEMMER 1977; TWELBECK mündl.).

Sicher wäre es am besten, wenn sich in jedem Land ein Bearbeiter findet, der sich speziell mit *R. lessonae* beschäftigt und der anhand seines Erfahrungsschatzes Kontrollen vornimmt.

Die bisher bekannten Fundpunkte in den Nachbarländern beruhen auf Eigeninteresse von Grünfroschexperten. Sie erbrachten in ihrem Gebiet Nachweise, die nicht den Charakter einer flächendeckenden Kartierung haben. So bleiben die Angaben bisher sehr lückenhaft.

Für die DDR erschien 1974 GÜNTHERs Arbeit zur Verbreitung der Grünfrösche. Der Schwerpunkt des *lessonae*-Vorkommens liegt in der Umgebung von Berlin. Für die Bezirke Leipzig, Dresden und Karl-Marx-Stadt erschien eine regionale Herpetofauna (SCHIEMENZ 1980), in der auch einige Nachweise des Kleinen Teichfrosches aufgezeigt werden.

Interessant sind zwei Fundstellen am Südrand des Harzes, die einen Anschluß an die von MEINEKE (1980) entdeckten Vorkommen auf niedersächsischer Seite darstellen.

Das keilartige Verbreitungsgebiet in Niedersachsen findet keinen Anschluß in der DDR, da sämtliche bekannten Vorkommen weiter im Osten liegen. Ich führe dies auf Erfassungslücken zurück.

R. lessonae fehlt über weite Strecken in den Nordbezirken. *R. ridibunda* kommt dort nicht vor und auch *R. esculenta* ist selten, so daß vielerorts überhaupt keine Grünfrösche leben. Trotzdem erbrachte GÜNTHER (1974) drei Nachweise vom Kleinen Teichfrosch nahe der Ostseeküste. Einer davon liegt im Nordwesten der DDR in unmittelbarer Nähe zur Grenze nach Schleswig-Holstein. Das läßt Funde von *R. lessonae* in Nordost-Niedersachsen durchaus möglich erscheinen, wodurch sich in diesem Bereich eine geradlinige Westgrenze ergeben würde.

Das flache Marschland wird von *R. lessonae* nicht besiedelt. Nur in den

Niederlanden dringt der Kleine Teichfrosch recht weit in Richtung Küste vor (WIJNANDS 1977; SPARREBOOM 1981). Die meisten Vorkommen liegen jedoch im Süden des Landes.

Die Nachweise aus Nordrhein-Westfalen sind leider bisher sehr unzureichend, da sie einzig auf Stichproben in Westfalen beruhen (PREYWISCH in FELDMANN 1981). Dazu kommt ein Vorkommen im Kottenforst bei Bonn, aus dem ich Kleine Teichfrösche für meine Untersuchungen erhielt. Bemerkenswert sind drei Fundorte direkt an der Südwestgrenze Niedersachsens. Der nördlichste ist ein Anschluß an die Verbreitung in Niedersachsen, aber die beiden südlichen finden keine Entsprechungen im benachbarten Bundesland.

Aus Belgien, Rheinland-Pfalz und Hessen ist bisher nichts über das Vorkommen von *R. lessonae* bekannt geworden.

In Schleswig-Holstein ist die Art nicht gefunden worden, obwohl nach ihr gesucht wurde (FENNER mündlich).

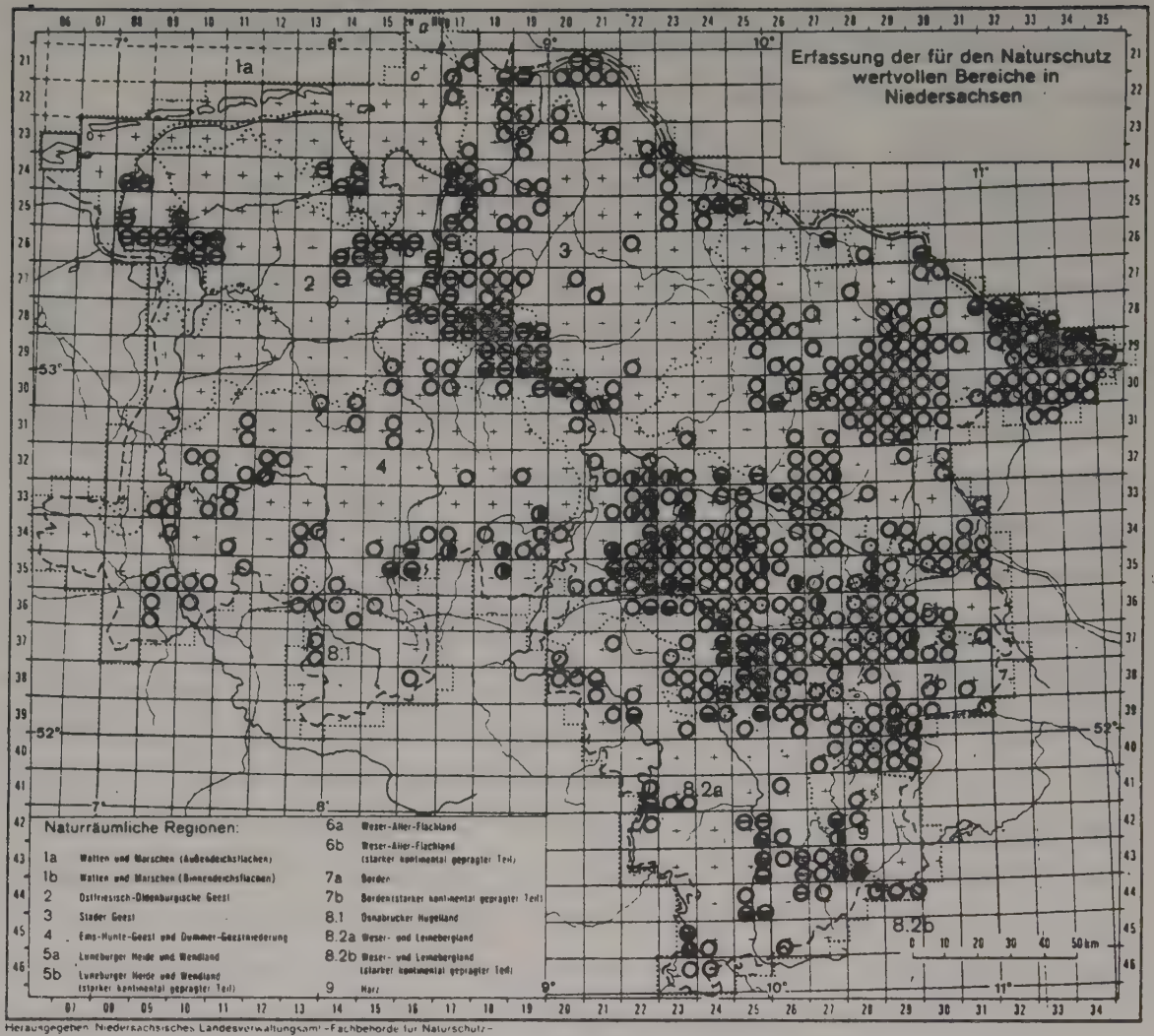


Abb.11: Rasterkartierung (TK 25/4) des Vorkommens der drei Grünfroschformen in Niedersachsen.

Zusammengestellt mit Hilfe von Daten des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes.

- Vorkommen von *Rana esculenta*
- ⊖ Vorkommen von *Rana ridibunda*
- gemeinsames Vorkommen von *Rana esculenta* und *Rana ridibunda*
- ⦿ gemeinsames Vorkommen von *Rana esculenta* und *Rana lessonae*
- ⦿ gemeinsames Vorkommen aller drei Grünfroschformen

Gemeinsames Vorkommen bezieht sich auf den Quadranten, und nicht auf das Laichgewässer.

3.2 Verbreitung von *Rana ridibunda* in Niedersachsen

Der Seefrosch wird aufgrund seiner geringen ökologischen Potenz nur in wenigen Teilen Niedersachsens angetroffen. Man findet ihn in der Nähe großer Flüsse und an sonnigen eutrophen Seen (GÜNTHER 1974). Außerdem bewohnt er gern Kiesgruben (LEMMEL 1977) und die größeren Gräben in der Marsch (HECKENROTH u. LEMMEL 1979; EIKHORST u. NETTMANN 1982).

Da es nicht möglich war neben der Erfassung von *R. lessonae* entsprechendes für *R. ridibunda* durchzuführen, greife ich auf die vorliegenden Daten des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes zurück. Es sollte bedacht werden, daß die Verbreitungsangaben keineswegs komplett sind, und daß sich sicher Fehler eingeschlichen haben.

R. ridibunda hat in Niedersachsen keine zusammenhängende Verbreitung. Die Rasterkartierung des Verwaltungsamtes zeigt Schwerpunkte im Emsland, sowie an Leine und Elbe. Dort kommt der Seefrosch wohl ab Hamburg flußaufwärts vor, während er in Kehdingen vermutlich ganz fehlt (PODLOUCKY mündlich). Nach neuesten Untersuchungen kann man *R. ridibunda* im nördlichen Hadeln antreffen (RAHMEL mündlich). Einzelne Punkte findet man am Dümmer, an der Aller und der Innerste (Abb.11).

Aus der Bremer Umgebung lagen nur alte Nachweise von *R. ridibunda* vor. Jedoch zeigt die "Erfassung der Fauna und Flora im Land Bremen" (EIKHORST u. NETTMANN 1981-84), daß dieser Grünfrosch in Bremen der weitaus häufigste ist.

Ergänzend dazu führte ich mit Studenten der Bremer Universität im Rahmen eines Projektes eine Erfassung von *R. ridibunda* im Bremer Umland durch, die einen Einblick in die Fehler der *ridibunda*-Verbreitungskarte ermöglichte.

Zwar wird *R. ridibunda* schon lange als eigene Grünfroschform geführt, trotzdem bereitete seine Abgrenzung immer Schwierigkeiten. Man wußte, daß die Art sehr groß wird, nur ist solch ein Merkmal zur Bestimmung recht ungeeignet. Auch die braune oder mehr dunkelgrüne Rückenfarbe ermöglicht nur ungesicherte Zuordnungen als Seefrosch, da Teichfrösche diese Zeichnung auch gelegentlich zeigen.

Am sichersten kann man *R. ridibunda* mit Hilfe seiner Paarungsrufes ansprechen. Er klingt deutlich abgehackt und hört sich deshalb wie ein

"Meckern" oder "Keckern" an. *R. esculenta* und *R. lessonae* haben einen mehr "schwirrenden" Ruf (EIKHORST 1980). Allerdings ist es, wenn man mit der Stimme arbeitet, am günstigsten, Nachtextkursionen zu unternehmen, da dann die Rufaktivität am größten ist.

So wurde auch die Erfassung der Seefrösche in der Umgebung Bremens hauptsächlich nachts durchgeführt. Die Verbreitungskarte des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes erwies sich für diese Region leider als völlig unzureichend. Überall in der Marsch gelangen Nachweise von *R. ridibunda*; *R. esculenta* fehlt hier wie auch in weiten Bereichen Bremens völlig. Diese reinen *ridibunda*-Populationen sind sonst als selten bekannt und existieren in der DDR wahrscheinlich überhaupt nicht (GÜNTHER 1974).

Auf der Rasterkarte des Amtes waren aber bei Bremen überall Nachweise von *R. esculenta* verzeichnet. Daß sich die Grünfroschzusammensetzung innerhalb kurzer Zeit so stark verändert hat, ist undenkbar. Es handelt sich dabei offensichtlich um Fehlbestimmungen. Zudem erfuhr ich, daß unbestimmte Grünfrösche einfach in die Sammelkarte von *R. esculenta* und *R. lessonae* eingetragen wurden (PODLOUCKY mündlich).

Es stellte sich für die Wesermarsch heraus, daß die unmittelbare Umgebung des Flusses nur von Seefröschen besiedelt ist. Auf den Exkursionen, die von Bremen nach Nordwesten führten, wurde nie ein Teichfrosch angetroffen; dort riefen nur Seefrösche. Ob die reinen *ridibunda*-Vorkommen bis zum Emsland reichen, ließ sich leider wegen der zu groß werdenden Fahrtstrecken nicht nachprüfen.

Weseraufwärts ab Bremen finden wir gemischte *ridibunda-esculenta*-Populationen, wobei der Seefroschanteil nach Süden merklich abnimmt. Es ist zu vermuten, daß es keine Verbindung zu den *ridibunda*-Vorkommen an der Leine gibt.

3.3 Verbreitung von *Rana esculenta* in Niedersachsen

Da die große Anpassungsfähigkeit von *R. esculenta* bekannt ist, sollte man annehmen, daß er ganz Niedersachsen besiedeln kann. Man findet ihn an großen wie an kleinen Teichen, Altwässern, Mooren und Gräben (GÜNTHER 1974), aber auch an Kieselseen, Flüssen und Parkteichen (LEMMEL 1977). Nur schattige Waldweiher und oligotrophe Gewässer scheint er zu meiden (GÜNTHER 1974).

In der Tat lebt der Bastard in weiten Bereichen Niedersachsens (Abb.11). Er fehlt wie auch die anderen Grünfrösche auf den Ostfriesischen Inseln und im Zentrum des Harzes, wo er Höhen von 230 m nicht überschreitet (LEMMEL 1977; MEINEKE 1980), während man die Tiere bei Göttingen noch bei 310m antreffen kann (MEINEKE 1980).

Neben diesen erwarteten Verbreitungslücken existiert aber noch eine weitere, die bisher keine Erklärung gefunden hat. Und zwar meidet *R. esculenta* den größten Teil Bremens und scheint im gesamten Gebiet zwischen Weser und Dollart nicht vertreten zu sein. Der Bastard fehlt offensichtlich im weitläufigen mit Gräben durchsetzten Grünland. Dort lebt ausschließlich *R. ridibunda*. Die in den Karten des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes aufgeführten Nachweise von *R. esculenta* am Nordwestrand des Jadebusens und der unteren Hunte halte ich für zweifelhaft und nehme sie deshalb in die Abb.11 nicht mit auf.

R. esculenta stößt von Westen, Südosten und Norden vereinzelt bis nach Bremen vor. In Richtung Bremerhaven ist die Geestkante eine scharfe Westgrenze für ihn. Erstaunlicherweise dringt er aber im nördlichen Teil Bremerhavens bis an die Nordsee vor. Dies korreliert mit der Aussage, daß zwischen Weser und Elbmündung hauptsächlich Teichfrösche vorkommen.

Der Nachweisschwerpunkt von *R. esculenta* liegt im Weser-Aller-Flachland, das sicher für Grünfrösche sehr geeignet ist (Abb.11). Allerdings ist dort auch die Beobachtungsdichte besonders hoch, so daß es deshalb dort zu besonders vielen Feststellungen kommt.

3.3.1 Gemischte Populationen

R. esculenta tritt in Niedersachsen nicht nur häufig zusammen mit *R. lessonae* auf, wie es aus den südlichen Untersuchungsgebieten als die Regel bekannt geworden ist, sondern lebt auch oft mit *R. ridibunda* vergesellschaftet, wie man es aus der DDR und Polen kennt (GÜNTHER 1974, 1975b; BERGER 1977).

Wie bereits erwähnt, sind Punkte, an denen drei Grünfroschformen zusammentreffen in Niedersachsen sehr selten. Es treten aber doch mehrere Rasterpunkte auf, in denen man alle drei gefunden hat, allerdings dann nicht an demselben Gewässer (Abb.11). Solche Stellen sind vom Harzrand (MEINEKE 1980) und von Aller und Leine bekannt.

Wo *R. lessonae* lebt, trifft man auch auf *R. esculenta*. Alle Habitate der Elternart können vom Bastard besiedelt werden, jedoch ist die prozentuale Zusammensetzung recht unterschiedlich. Die Spannen reichen von einem *lessonae*-Anteil von unter 5%, z. B. am Leiferder Fischteich, bis zu über 80% im Dudenser Moor. Bei vielen Populationen in alten Moorgebieten liegt das Verhältnis ungefähr bei 50:50.

Das im Nordwestteil Niedersachsens nur reine *ridibunda*-Vorkommen anzutreffen sind, ist ungewöhnlich. Auch an der Weser sind Mischpopulationen zwischen *R. ridibunda* und *R. esculenta* nur vereinzelt zu finden. Typisch sind sie die Elbe aufwärts ab Hamburg und besonders verbreitet im Wendland. Auch alle anderen *ridibunda*-Vorkommen in Südniedersachsen scheinen Mischpopulationen mit dem Bastard zu sein. Nur im Raum Göttingen tauchen Raster auf, in denen bisher nur Seefrösche nachgewiesen wurden.

3.3.2 Reine Populationen

Nach BERGERs Kreuzungsversuchen (1969) galt das Auftreten von reinen *esculenta*-Populationen zunächst als unmöglich. Erst GÜNTHER (1974, 1975b) wies darauf hin, daß sie in der DDR nicht selten sind. In den

Bezirken Neubrandenburg, Rostock, Frankfurt/Oder und Cottbus, aber auch auf Rügen und auf Hiddensee existieren offensichtlich reine Bastardpopulationen. Kurz darauf wurden sie auch vereinzelt in Polen entdeckt (UZZELL u. BERGER 1975). Möglicherweise findet man sie auch in den Niederlanden (WIJNANDS 1977, 1979) und in Schweden (EBENDAL 1979; EBENDAL u. UZZELL 1982).

Für Niedersachsen erbrachte ich bereits einige Nachweise solcher Populationen (EIKHORST 1980, 1981), wobei Ahlhorn, Lehnstedt und die Steller Heide bei Bremen zu nennen sind.

Aus der Abb.11 ist der eigentliche Anlaß für die *lessonae*-Erfassung zu entnehmen. Durch Übereinanderlegen der Verbreitungsgebiete der drei Grünfroschformen, zeigen sich Areale, in denen nur Bastarde vorkommen, d. h. wir werden dort auf jeden Fall nur reine *esculenta*-Populationen finden.

Wenn man die bekannten Vorkommen der beiden Elternarten abzieht, lassen sich zwei größere Gebiete abgrenzen, die ausschließlich Bastarde beherbergen. Das ist einmal die Ems-Hunte-Geest mit den anschließenden südlichen Teilen der Ostfriesisch-Oldenburgischen-Geest (Abb.11).

Beim angrenzenden Osnabrücker Hügelland wäre es gut denkbar, daß dort noch *R. lessonae* entdeckt wird, denn wenn man die nördliche Verbreitungsgrenze nach Westen verlängert, würde diese Gegend mit eingeschlossen.

Das zweite Gebiet ist die Stader Geest einschließlich Kehdingen und der Lüneburger Heide. Auffallend ist, daß beide Zonen relativ dünn besiedelt scheinen, was allerdings durch das Fehlen von Meldern erklärt sein kann (Abb.11).

Daß in diesen beiden Gebieten die Elternarten total fehlen und deshalb mit großer Sicherheit nur reine *esculenta*-Populationen vorkommen, soll nicht bedeuten, daß es in anderen Teilen Niedersachsens keine solchen Populationen gibt. So existieren wohl einige im Weser-Aller-Flachland, auf der Börde und im Weser-Leine-Bergland. Das sind Habitate, die den ökologischen Ansprüchen der Elternarten nicht gerecht werden. Ein gutes Beispiel dafür sind Fischteiche, wo man individuenreiche Bastardvorkommen antrifft. Ich bin der Meinung, daß *R. esculenta* in ganz Niedersachsen die Potenz hat, reine Populationen zu bilden.

4 Untersuchungen zu einer reinen *Rana esculenta* - Population

Nach den Ausführungen über das Vorkommen von reinen *esculenta*-Populationen in Niedersachsen wird im folgenden auf Untersuchungen eingegangen, die dazu beitragen sollen, mehr über ihre komplizierte Struktur zu erfahren.

Die Bastardpopulation können natürlich nur existieren, wenn sie in der Lage sind, ausschließlich Nachkommen zu produzieren, die wiederum Bastarde sind. Diese "Fähigkeit" scheint *Rana esculenta* nur im nördlichen Mitteleuropa zu besitzen. Im südlichen Verbreitungsgebiet kann er sich nur durch Rückkreuzung mit *R. lessonae* vermehren (EIKHORST 1982).

Kreuzt man Bastarde aus diesen *lessonae-esculenta*-Populationen untereinander, erhält man nur lebensschwache *ridibunda*-Nachkommen (BERGER 1969). Als TUNNER (1979) diesen Kreuzungsversuch mit Fröschen aus Österreich durchführte, waren die meisten Kaulquappen klein und starben während der Entwicklung. Es handelte sich um *ridibunda*-Kaulquappen. Aber zusätzlich erhielt er auch wenige große Larven, die überlebten. Sie erwiesen sich als zu allen drei mitteleuropäischen Grünfroschformen gehörig. Einer von den *R. esculenta* besaß einen triploiden Chromosomensatz. Damit wird deutlich, daß auch in diesem Teil des Verbreitungsgebietes die Hybriden potentiell die Möglichkeit besitzen, sich selbst zu reproduzieren.

BINKERT, BORNER u. CHEN (1982) bezeichneten eine Bastardkreuzung mit vielen vitalen *esculenta*-Kaulquappen als "break-through-cross". Ihr Auftreten war bei den Versuchen abhängig von der Population, aus der die Elterntiere stammten. Es handelte sich um gemischte Vorkommen von *R. lessonae* und *R. esculenta* in der Nähe Zürichs. Nur bei zwei von vier Populationen traten "break-through-crosses" auf. In diesen überwog der *esculenta*-Anteil unter den Fänglingen im Verhältnis zu *R. lessonae* mit 15 : 1 und 4,5 : 1. Die *esculenta*-Kaulquappen aus den Bastardkreuzungen zeigten jedoch ein geringeres Wachstum als die Vergleichstiere aus Rückkreuzungen mit *R. lessonae*.

Bereits bei TUNNERS Kreuzungsexperimenten (1979) war ein einzelner triploider *R. esculenta* aufgetaucht. Triploide Bastarde lassen sich in jeder reinen *esculenta*-Population mit einem unterschiedlich hohen Anteil finden. GÜNTHER (1975b) ermittelte Werte zwischen 20 und 83% für die DDR, bei

meinen eigenen Untersuchungen in Niedersachsen waren 25-50% der *R. esculenta* triploid, bei einer Population auf Fehmarn in Schleswig-Holstein waren es ebenfalls über 80% (EIKHORST 1980, 1981).

Die Triploiden zerfallen in zwei Gruppen und zwar in Bastarde mit einem doppelten *lessonae*-Chromosomensatz (LLR) und die mit doppeltem *ridibunda*-Chromosomensatz (LRR). Dies ist durch die Hybridogenese, also die fehlende Chromosomendurchmischung, bedingt (vgl. 2.2.1). Die triploiden *R. esculenta* lassen sich auch morphologisch diesen zwei Gruppen zuordnen. Durch den Gen-Dosis-Effekt stehen die LLR *R. lessonae* im Aussehen nahe und die LRR *R. ridibunda*. Daß sich die Verdopplung der Chromosomen im äußeren Erscheinungsbild widerspiegelt, gilt jedoch nicht für alle Populationen (GÜNTHER 1975a; EIKHORST 1980).

Man hat festgestellt, daß Teichfrösche, die allein oder mit *R. lessonae* leben, überwiegend *lessonae*-ähnlich sind, während sie beim gemeinsamen Auftreten mit dem Seefrosch *ridibunda*-ähnlich erscheinen (GÜNTHER 1975b).

In den reinen *esculenta*-Populationen haben die Triploiden sicherlich eine unverzichtbare Funktion, derart, daß man sie als Ersatz für die Elternarten ansieht. Sie bilden meist haploide Gameten (GÜNTHER 1975a). Da in den meisten Fällen die LLR-Triploiden zahlenmäßig überwiegen, handelt es sich hauptsächlich um L-Gameten (GÜNTHER 1982; GÜNTHER u. DOBROWSKY 1976).

Die diploiden *R. esculenta* produzieren in der Regel *ridibunda*-Gameten, aber auch LR-Chromosomensätze werden zumindest von den Weibchen vererbt (GÜNTHER 1982).

75% der diploiden *esculenta*-Weibchen legen Eier in drei bzw. vier Größenklassen (BERGER u. UZZELL 1980), wobei man zusammenfassend sagen kann, daß sich aus den großen Eiern triploide und aus den kleinen Eiern diploide Nachkommen entwickeln. Aus den Eiern mittlerer Größe können sowohl diploide als auch triploide Tiere schlüpfen (BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978). Über die Volumenverhältnisse der Größenklassen herrscht Verwirrung. Sie werden immer unterschiedlich angegeben: 1 : 2 : 3 (BERGER u. ROGUSKI 1978); 1 : 1,6 : 3,1 : 5,1 (BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978); 1 : 1,7 : 3,2 (BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980); 1 : 1,5 : 3,5 bei drei Größenklassen und 1 : 2,4 : 4,5 : 6,9 oder 1 : 1,7 : 2,6 : 4,3 bei vier Klassen (BERGER u. UZZELL 1980).

Am häufigsten vertreten sind Eier der mittleren Größe. Bei drei Größenklassen betrug ihr Anteil 97% (BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980). Die Larven, die daraus schlüpfen, sind am vitalsten (BERGER u. UZZELL 1977; BERGER u. ROGUSKI 1978). Im Gegensatz dazu heißt es bei BERGER u. TRUSZKOWSKI (1980), daß nur die Embryonen von großen Eiern hohe Überlebensraten zeigen, und das sind triploide. Auch BERGER u. UZZELL (1977) bemerkten, daß die triploiden Kaulquappen aus den großen Eiern die größten waren und als erste metamorphosierten.

Die relative Unklarheit auf diesem Gebiet hängt sicherlich damit zusammen, daß die Weibchen immer wieder individuelle Unterschiede in ihren Gelegen zeigen. Außerdem ist die Eigröße mit der Körpergröße der Weibchen korreliert (BERGER 1971a; BERGER u. ROGUSKI 1978).

Bei den Zufallspaarungen innerhalb der reinen *esculenta*-Population müßten theoretisch auch immer wieder Tiere der beiden Elternarten entstehen, wenn zwei gleiche Chromosomensätze zusammentreffen. Tetraploide sind, bis auf eine mögliche Ausnahme (BORKIN et al. 1979), bisher nicht bekannt geworden. Vereinzelte *R. lessonae* und *R. ridibunda* wurden aber bei Bastardkreuzungen im Labor wiederholt gefunden (GÜNTHER 1973; TUNNER 1979). Dabei scheint es sich immer um lebensschwache Tiere zu handeln.

Die *ridibunda*-Nachkommen aus reinen *esculenta*-Kreuzungen und die aus Rückkreuzungen des Hybriden mit *R. ridibunda* sind sowohl in ihrer Antigenreaktion als auch in den Oocytenproteinen nicht identisch, wie man das nach der Hybridogenesetheorie annehmen könnte (BINKERT, BORNER u. CHEN 1982).

GÜNTHER (1982) versucht die Tatsache, daß keine *R. ridibunda* in *lessonae-esculenta*-Populationen auftreten, dadurch zu erklären, daß hier der Chromosomensatz klonal vererbt wird. Dadurch könnten beim Zusammentreffen von zwei *ridibunda*-Chromosomensätzen ständig Letalfaktoren homozygot auftreten. Nun sollte man annehmen, daß eine reine *esculenta*-Population dann besonders anfällig sein müßte, da hier keine Rekombinationen auftreten. Dies entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen, da Rekombinationen eventuell innerhalb der Triploiden stattfinden könnten, da hier zwei Chromosomensätze einer Elternart vorliegen.

Die sonst vereinzelt auftretende Introgression (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; BINKERT, BORNER u. CHEN 1982) soll in reinen *esculenta*- und auch in

gemischten *lessonae-esculenta*-Populationen mit einem überwiegenden *esculenta*-Anteil nicht nachweisbar sein (GÜNTHER u. DOBROWSKY 1976). Die triploiden müssen einen Selektionsvorteil gegenüber den diploiden *R. esculenta* haben, sonst könnten sie nicht diese hohen prozentualen Anteile erreichen (GÜNTHER 1975b).

Es ist unverständlich, wie eine reine Bastardpopulation stabil sein kann, da die Tiere starke Fertilitätsstörungen zeigen, wie es für Bastarde nicht ungewöhnlich ist. Dies trifft sowohl auf diploide als auch auf triploide Tiere zu (GÜNTHER 1975a).

Auch beschreibt GÜNTHER (1973, 1979), daß sich nur aus 10% der befruchteten Eier freischwimmende Larven entwickeln.

Da es sich bei diesen Ergebnissen um solche aus Laborversuchen handelt, möchte ich nun versuchen, Erkenntnisse aus dem Freiland hinzuzufügen, um somit einen besseren Einblick in das unüberschaubar wirkende Gefüge einer reinen *esculenta*-Population zu bekommen.

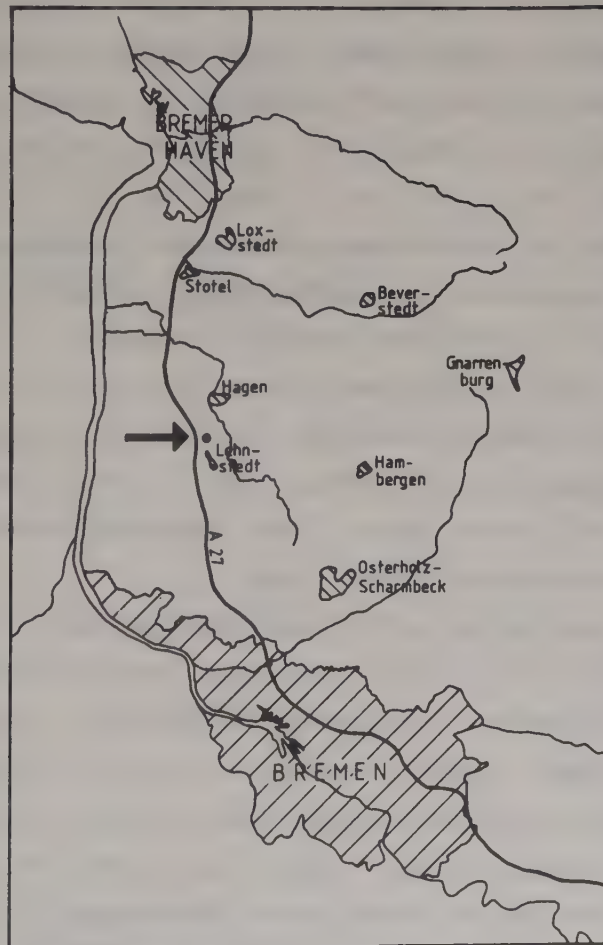


Abb.12: Untersuchungsort: Tongrube bei Lehnstedt

4.1 Charakterisierung des Habitats der Population von Lehnstedt

Ich beschränke mich bei meiner Arbeit auf die genaue Untersuchung einer einzigen *esculenta*-Population. Es handelt sich um eine Tongrube nordwestlich von Lehnstedt auf halber Strecke zwischen Bremen und Bremerhaven (Abb.12). Der Ton wird hier seit 8 Jahren abgebaut und mit einer kleinen Bahn zur nahe gelegenen Ziegelei gebracht.

Unten in der Grube ist ein mesotrophes Gewässer mit einer Wasserfläche von ca. 2000 m² entstanden, das sich noch ständig vergrößert. Die Grabungspunkte sind noch vegetationslos. Ansonsten findet man Krebschere (*Stratiotes aloides*) und Wasserfeder (*Hottonia palustris*), die in nicht allzu großer Anzahl in den Flachwasserzonen wachsen. Am Ufer stehen viele Binsen (*Juncus spec.*).

Die Wasserfläche kann in einen großen Teich und einen Teil mit grabenartig langgezogenen Buchten mit dazwischen liegenden Hügeln, die durch den Baggerabbau entstanden sind, unterteilt werden. In diesem zweiten Teil halten sich die ca. 100 adulten *R. esculenta* bevorzugt auf. Aber sie sind auch am großen Teich zu finden, wo ich einen Laichplatz entdecken konnte.

Die Tongrube liegt in unmittelbarer Nähe zur Autobahn und ist umgeben von Viehweiden, Baumreihen und Gebüschzonen. Nördlich schließt sich das Königsmoor an, ein weitgehend abgetorfes Moorgebiet.

Auf der anderen Seite des Feldweges, der den Bauern als Zufahrt dient, liegt eine weitere große Wasserfläche, die eine noch größere Anzahl von *R. esculenta* beherbergt. Diese stehen sicher in einem ständigen Austausch mit den von mir untersuchten. Die Unzugänglichkeit des Geländes verhinderte die Untersuchung dieser Tiere.

Die Anzahl der Grünfrösche am Untersuchungsgewässer ist vermutlich durch die für diese Tiere an vielen Stellen zu steile Uferstruktur und den geringen Pflanzenbewuchs begrenzt. Freßfeinde sind nicht häufig. Ringelnattern (*Natrix natrix*) konnte ich nur am gegenüberliegenden Gewässer nachweisen. Störche (*Ciconia spec.*) wurden nicht beobachtet, und auch Graureiher (*Ardea cinerea*) waren nur selten zu sehen. Allerdings hielten sich auf dem großen Teich immer Stockenten (*Anas platyrhynchos*) auf, von denen man weiß, daß sie auch Froschlaich fressen.

Nach mündlichen Angaben eines Angestellten der Ziegelei sollen sich auch

größere Fische im Teich befinden. Diese sind als Feinde aller Entwicklungsstufen der Frösche zu betrachten.

An anderen Fröschlurchen konnte ich nur einmal an einer Stelle in der Umgebung vier Grasfrösche (*Rana temporaria*) beobachten, die aber in meinem Untersuchungsgebiet nicht ablaichen. Erstaunlicherweise wurde von mir niemals eine Erdkröte (*Bufo bufo*) entdeckt. Im Gewässer wurden von mir wiederholt Teichmolche (*Triturus vulgaris*) mit ihren Larven gefangen, und vereinzelt gingen auch Kammolche (*Triturus cristatus*) ins Netz. Molche ernähren sich auch von Kaulquappen.

Auch die anwesenden Libellenlarven und die Gelbrandkäfer (*Dytiscus spec.*) sind als Feinde der Grünfroschkaulquappen bekannt.

Ich wählte diese Tongrube bei Lehnstedt aus mehreren Gründen für meine Untersuchungen aus. Zunächst war es für mich die reine *esculenta*-Population, die verkehrstechnisch von der Universität aus am günstigsten zu erreichen ist. Dann liegt sie in einem Gebiet, daß nur selten durch Menschen gestört wird.

Ein weiterer Punkt war auch, daß mir die Population bereits bekannt war (EIKHORST 1980, 1981). Ich hatte dort bereits 15 adulte *R. esculenta* gefangen und festgestellt, daß es sich um ein reines Bastardvorkommen handelt und daß ca. 50% der Tiere in der Population triploid sind. Dieses ausgeglichene Verhältnis zwischen diploiden und triploiden Teichfröschen schien mir für meine Untersuchungen besonders günstig.

4.2 Laich

Die Grünfrösche werden zu den Spätlaichern gerechnet. Obwohl die Frösche Ende März ihre Winterruhe beenden, beginnt das Laichen erst ab Mitte Mai. PREYWISCH (in FELDMANN 1981) nennt für Westfalen den 12.5. als frühesten Termin und den 16.6. als letzten Tag, an dem noch Kopulationen beobachtet werden konnten.

Sowohl der Beginn der Laichzeit als auch die Dauer hängen von den Wetterbedingungen ab. WAHL (1969) stellt fest, daß das Laichgeschäft in einem Jahr schon nach drei Tagen beendet war und in einem anderen Jahr nach einem Schlechtwettereinbruch vierzehn Tage andauerte.

So ist es auch umstritten, ob Grünfrösche zu den "prolonged breeders" oder zu den "explosive breeders" (WELLS 1977) gerechnet werden müssen, d. h. also mit einer ausgedehnten oder mit einer kurzen Paarungsperiode. Dies ist auch nicht für eine Art im gesamten Verbreitungsgebiet gleich. WELLS (1977) behauptet, daß Grünfrösche in Nordeuropa "explosive breeders" sind, während sie in wärmeren Regionen mehrere Höhepunkte in einer verlängerten Paarungsperiode haben.

Die Rufaktivität der Männchen ist zur Laichzeit Tag und Nacht konstant. Sie finden sich in Flachwasserzonen zu Rufgruppen zusammen, die mindestens aus 8-10, meist aber aus 30-40 Männchen bestehen (WAHL 1969). Man trifft oft 25 Männchen pro m² an (BLANKENHORN 1977). Junge Männchen sitzen ganz außen, dann kommt ein Ring von alten Tieren und in der Mitte warten die mittelalten Männchen auf die Weibchen (BLANKENHORN 1977).

Die Weibchen kommen einzeln, wobei sie sich vermutlich am Ruf orientieren. Die Paarungen sind nicht zufällig, sondern die Weibchen suchen aktiv ein Männchen auf (WAHL 1969). Die beiden laichen dann - meist in der Nacht - im Zentrum der Rufgruppe ab. So sammelt sich der Laich an dieser Stelle.

Der Laich wird unter Wasser an Pflanzen befestigt und schwimmt nicht, wie z. B. beim Grasfrosch (*Rana temporaria*), auf. Auch handelt es sich nicht um kompakte Ballen, sondern der Laich zerfällt in mehrere Teile, die einzeln aufgehängt sind.

Vermutlich besteht zwischen der Größe der Weibchen und der Eizahl eine Korrelation. *Esculenta*-Weibchen legen zwischen 1000 und 11500 Eiern. Im

Durchschnitt sind es etwa 5000. Das sind mehr als bei *Rana ridibunda* mit durchschnittlich 4500 und weitaus mehr als bei *Rana lessonae* mit durchschnittlich 1600 Eiern (BERGER u. UZZELL 1980).

Neben der Anzahl der Eier ist auch die Eigröße abhängig von der Körpergröße der Weibchen. Wie bereits erwähnt, legen *esculenta*-Weibchen meist Eier, die drei Größenklassen zuzuordnen sind. Die kleinsten Eier haben einen Durchmesser von weniger als einem Millimeter, die größten messen über 2 mm (BERGER u. UZZELL 1980).

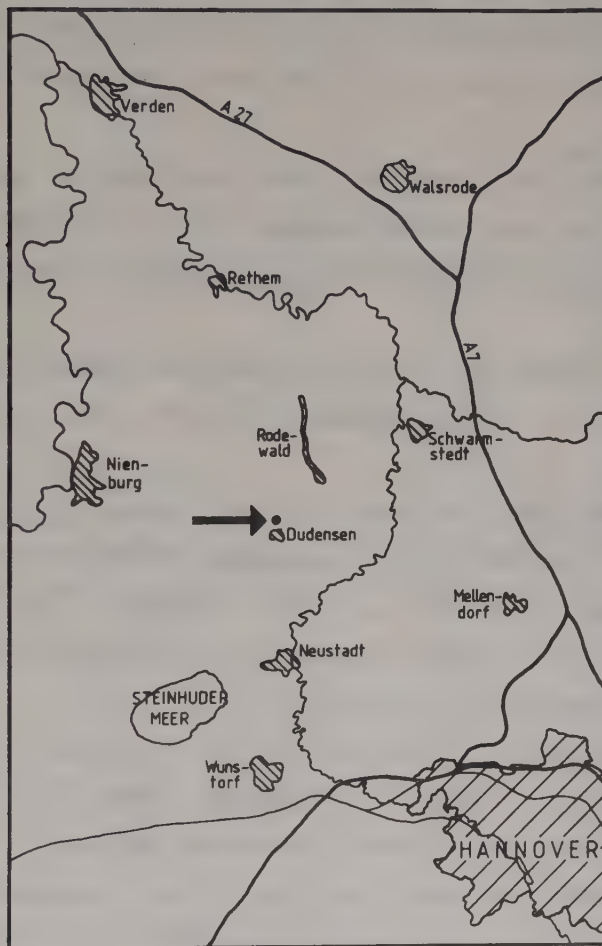


Abb.13: Untersuchungsort: Dudenser Moor

Hier lebt eine gemischte *lessonae-esculenta*-Population mit einem hohen *lessonae*-Anteil.

4.2.1 Laich der Elternarten

Um den Laich von *R. esculenta* besser beurteilen zu können, ist es sinnvoll, zunächst den Laich der Elternarten zu betrachten.

Für mich war es einfach, Laich von *R. ridibunda* zu beschaffen, da sich in unmittelbarer Nähe der Universität eine individuenreiche reine Seefroschpopulation in der sogenannten "Uniwildnis", einem nicht bebauten Universitätserweiterungsgelände, befindet (EIKHORST 1980, 1981). Hier entdeckte ich am 17.5.82 frisch abgelegten Laich in großer Zahl.

Alle Eier, die hier von mehreren dutzend Weibchen abgelegt worden waren, machten einen sehr gleichmäßigen Eindruck. Ich entnahm Proben von drei Laichballen, um diese im Labor mit Hilfe eines Binokulars größenmäßig zu bestimmen.

Alle 668 vermessenen Eier lagen in ihrem Durchmesser zwischen 1,4 und 1,8 mm (Tab.3). Die mittlere Größe betrug 1,55 mm ($s=0,08$). Wie erwartet ist die Größe der Eier von Weibchen zu Weibchen etwas unterschiedlich (vgl. 4.2).

Summiert man die Anzahl der Eier der jeweiligen Größen auf, ergibt sich die Eigrößenkurve von *R. ridibunda* (Abb.14). Die Kurve ist eine Normalverteilung.

Leider gelang ein ähnliches Vorgehen für die Elternart *R. lessonae* nicht. Kleine Teichfrösche kommen in der Umgebung Bremens nicht vor, und so ist es sehr schwer, gerade zu dem Zeitpunkt das Laichgewässer aufzusuchen, an dem man frisch abgelegten Laich findet, der noch keine oder nur wenige Zellteilungen gemacht hat.

Der Laich, den ich 1982 von H.-K. NETTMANN aus dem Kottenforst bei Bonn erhielt, war in seiner Entwicklung leider bereits zu weit fortgeschritten und konnte nicht mehr vermessen werden.

Im Kottenforst scheint es sich um eine reine *lessonae*-Population zu handeln, so daß man hier den Laich einwandfrei der Elternart zuordnen kann. Leider sind mir in Niedersachsen nur gemischte Populationen bekannt. So konnte ich den am 19.5.83 im Dudenser Moor (Abb.13) entdeckten, frisch abgelegten Laich nicht *R. lessonae* oder *R. esculenta* zuordnen. Es zeigte sich erst im nachhinein, daß der gut befruchtete Laich mit geringer Eigrößenvariabilität zu *R. lessonae* gehörte. Dies stellte sich bei der Untersuchung der metamorphosierten Jungfrösche heraus.

So blieb die Stichprobe für die Eigröße des Kleinen Teichfrosches klein. Die 100 vermessenen Eier lagen in ihrer Größe zwischen 1,5 und 1,9 mm (Tab.4). Sie stammten von zwei Weibchen, die sich in ihrer Körpergröße wohl deutlich unterschieden. Bei einem Laich variiert die Eigröße zwischen 1,5 und 1,7 mm (Mittelwert 1,57 mm), beim zweiten zwischen 1,6 und 1,9 mm (Mittelwert 1,77 mm). Der Gesamtmittelwert beträgt 1,67 mm. Das zweite Weibchen scheint ein besonders großes Tier gewesen zu sein.

Wahrscheinlich entsprechen sich sowohl die Eigröße als auch die Variabilität für *R. ridibunda* und *R. lessonae*. Der Kleine Teichfrosch legt bezogen auf seine geringe Körpergröße relativ große Eier. Es sind ja auch deutlich weniger als beim Seefrosch (BERGER u. UZZELL 1980).

Tab.3: Eigrößen von *Rana ridibunda*

Ei- grö- ßen mm	Anzahl der Eier pro Eigröße			Summe	
	Laich	1	2		3
1,4		4		28	32
1,5		136	61	123	320
1,6		117	110	18	245
1,7		18	45	3	66
1,8		1	2	2	5

Tab.4: Eigrößen von *Rana lessonae*

Ei- grö- ßen mm	Anzahl der Eier pro Eigröße		Summe
	Laich		
	1	2	
1,5	17		17
1,6	32	3	35
1,7	1	10	11
1,8		34	34
1,9		3	3

4.2.2 Laich von *Rana esculenta*

Es gelang in allen drei Jahren (1981-83), frisch abgelegten *esculenta*-Laich in der Population von Lehnstedt zu finden. Der Laich war auf zwei oder drei Laichplätze verteilt, die von Jahr zu Jahr an leicht veränderter Stelle, abhängig von Bewuchs und Wasserstand, lagen. Die Ballen waren meist an Binsen (*Juncus spec.*) befestigt. Aus Naturschutzgründen nahm ich immer nur Teile eines Ballens mit ins Labor.

Tab.5: Funddaten von *Rana esculenta*-Laich aus Lehnstedt

	Proben von	
20.05.81	5 Ballen	
25.05.81	1 Ballen	7 Ballen 1981
04.06.81	1 Ballen	
18.05.82	3 Ballen	
21.05.82	1 Ballen	5 Ballen 1982
27.05.82	1 Ballen	
16.05.83	2 Ballen	
20.05.83	1 Ballen	3 Ballen 1983
		insgesamt 16 B.

Am 19.5.83 konnte ich auch Proben von drei Laichballen aus der gemischten *lessonae-esculenta*-Population im Dudenser Moor entnehmen, aus denen *R. esculenta*-Kaulquappen schlüpften. Diese Population hat einen *lessonae*-Anteil von annähernd 90% (24 von 27 Tieren waren *R. lessonae*). Da die Tiere nicht beim Laichen beobachtet werden konnten, muß ich indirekt auf die Eltern rückschließen. Und zwar vermute ich wegen der großen Variationsbreite der Eigröße und ihrer deutlichen Einteilung in Größenklassen, daß alle drei Laichballen von *esculenta*-Weibchen gelegt wurden. Da zwei Ballen gut befruchtet waren, handelte es sich bei den Männchen vermutlich um kleine Teichfrösche. Der Laich mit der geringen

Tab.6: Eigrößen von *Rana esculenta* aus Lehnstedt

Ei- grö- ßen Ben mm	Anzahl der Eier pro Eigöße															Summe
	1981					1982					1983					
Laich	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1,1												10				10
1,2							1					56				57
1,3		1	4				20	7	4	2	1	79				118
1,4	1	7	25	6	2	4	91	17	26	21	3	36				239
1,5	10	30	69	14	8	3	60	20	44	18	6	16	1	1		300
1,6	34	55	75	13	14	10	12	43	79	25	9	14		4	3	400
1,7	33	20	59	1	10	18		109	105	89	83	7	12	4	5	555
1,8	11	1	3		1	13		33	36	57	73		63	9	5	305
1,9	1	1		7	2	10		2	5	3	8	1	34	15	5	94
2,0			1	3		8						3	7	35	34	91
2,1				2		7						2	2	26	29	68
2,2			1			2						1		3	8	15
2,3						2										2

Andere Benennung des Laichs als bei den Aufzuchtversuchen (Tab.10):

- 8 entspricht Laich 1
- 9 entspricht Laich 2
- 10 entspricht Laich 3
- 11 entspricht Laich 4
- 12 entspricht Laich 7

Tab.7: Eigrößen von *Rana esculenta* aus Dudensen

Ei- grö- ßen mm	Anzahl der Eier pro Eigröße			Summe
	1	2	3	
Laich	1	2	3	
1,1		1		1
1,2		3		3
1,3	1	7	2	10
1,4		13		13
1,5	3	11	1	15
1,6	13	5	5	23
1,7	11	6	3	20
1,8	5	2	1	8
1,9	6	3	1	10
2,0	6		2	8
2,1	4		11	15
2,2	1		12	13
2,3	1		10	11
2,4			2	2
2,5			1	1

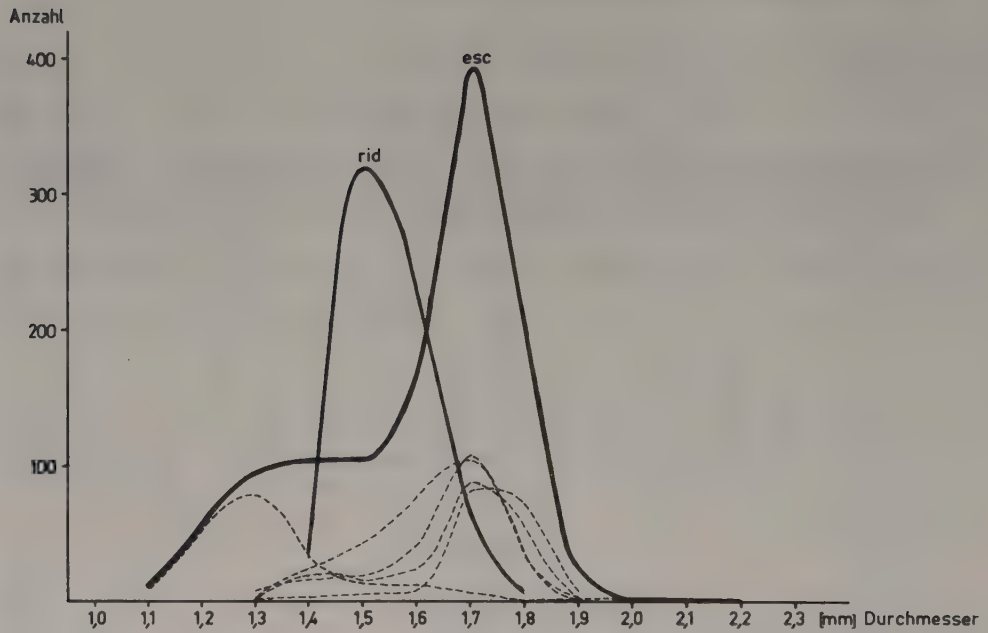


Abb.14: Vergleich der Eigrößen von *Rana esculenta* mit *Rana ridibunda*.

Grundlage für die *esculenta*-Kurve sind Proben aus 5 Laichballen, die 1982 in Lehnstedt gefunden wurden. Die Einzelkurven dieser fünf Laichballenproben sind gestrichelt dargestellt.

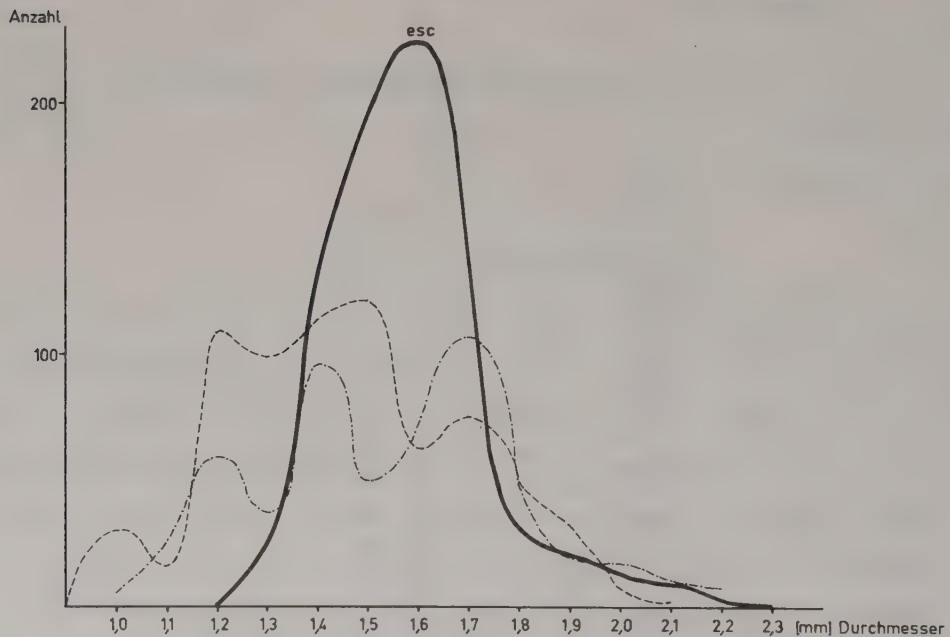


Abb.15: Vergleich der Eigrößenhäufigkeit von *Rana esculenta* aus der *esculenta*-Population in Lehnstedt (Grundlage 7 Laichballenproben, die 1981 in Lehnstedt gefunden wurden) mit Werten, die BERGER für Eier von polnischen *Rana esculenta* ermittelte.

— — — — BERGER 1979

- · - · - · - BERGER u. ROGUSKI 1978

Befruchtungsrate könnte aus einer reinen *esculenta*-Paarung stammen.

Aus der Lehnstedter Population wurden insgesamt 2254 Eier vermessen. Die mittlere Eigröße betrug 1,64 mm ($s=0,21$). Die Eier sind also deutlich größer als bei *R. ridibunda*. Zu beachten ist auch die größere Standardabweichung.

Noch größer sind die Eier aus der gemischten Population im Dudenser Moor. Hier haben die Eier eine durchschnittliche Größe von 1,77 mm bei einer Standardabweichung von $s=0,33$.

Die Variationsbreite ist bedeutend größer als bei den *ridibunda*-Eiern. Die kleinsten Eier aus Lehnstedt maßen 1,1 mm und die größten 2,3 mm. Im Dudenser Moor fanden sich sogar Eier mit einem Durchmesser bis zu 2,5 mm.

Nach BERGERs Versuchen zu den Größenklassen der Eier von *esculenta*-Weibchen (BERGER 1979; BERGER u. UZZELL 1977; BERGER u. ROGUSKI 1978; BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978; BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980; BERGER u. UZZELL 1980) rechnete ich damit auch in der Lehnstedter Population diese Art von Laich vorzufinden, was aber nicht der Fall war. Abb.15 zeigt die Verteilung der von mir im Jahre 1981 vermessenen *esculenta*-Eier. Leicht überbetont ist die Anzahl der großen Eier um 2,0 mm, aber eine Einteilung in Größenklassen liegt nicht vor. Nur bei Laich 4 und 12 könnte man von einer solchen Unterteilung sprechen (Tab.6) (zu Laich 12 s. u.).

Der Verteilung der *esculenta*-Eigrößen in der reinen Bastardpopulation wurden in Abb.15 zwei Kurven gegenübergestellt, denen Daten aus BERGERs Zuchtversuchen zugrunde liegen, deren graphische Darstellung aber bis heute noch nicht erfolgt war (BERGER 1979; BERGER u. ROGUSKI 1978). Vermutlich wollte er wegen der Abhängigkeit der Eigröße von der Größe der Weibchen eine aufsummierte Darstellung vermeiden.

Die eine Kurve (BERGER 1979) beruht auf der Messung von 726 Eiern von 8 *esculenta*-Weibchen und die andere Kurve (BERGER u. ROGUSKI 1978) basiert auf der Untersuchung von 546 Eiern von 7 Weibchen. Bei BERGER zeigt sich deutlich die Einteilungsmöglichkeit der Eier in 3 bzw. 4 Größenklassen, während dies beim Laich aus der reinen *esculenta*-Population nicht möglich ist.

Der Lehnstedter Laich liegt mit seiner Eigröße im Bereich zwischen der mittleren Eigröße (bzw. der großen mittleren) und den großen Eiern bei BERGER. Das sind Eier, aus denen sich in der Regel triploide Individuen

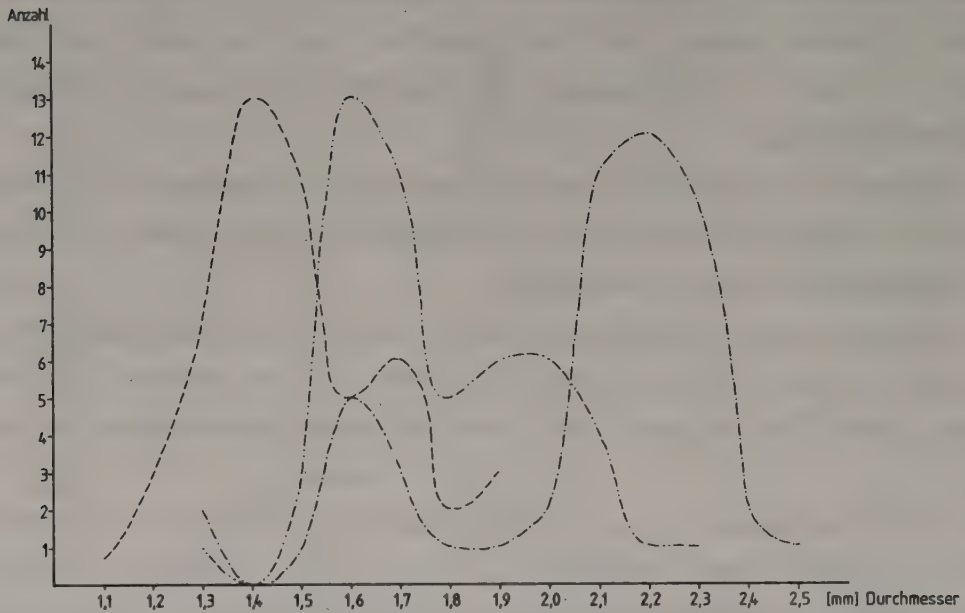


Abb.16: Eigrößenhäufigkeit von 3 *esculenta*-Laichballenproben, die in der *lessonae-esculenta*-Population des Dudenser Moores gesammelt wurden.

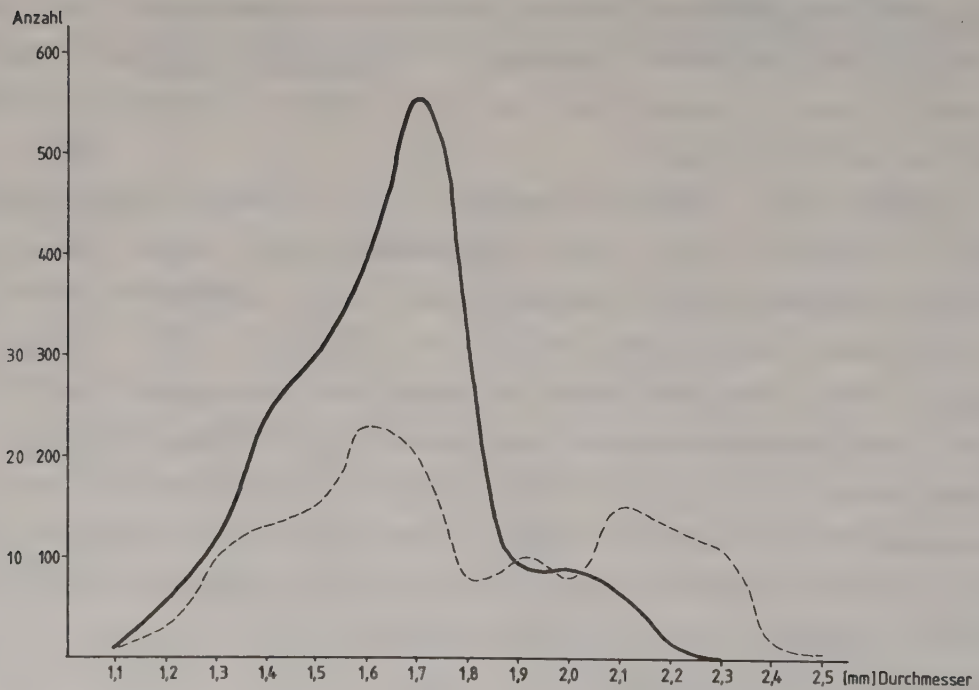


Abb.17: Vergleich der Summenkurve von *esculenta*-Eigrößenhäufigkeiten aus der *esculenta*-Population in Lehnstedt (durchgezogene Linie) mit der aus der gemischten *lessonae-esculenta*-Population bei Dudensen (gestrichelte Linie). Die Lehnstedt-Kurve beruht auf 15 Laichballenproben aus 3 Jahren und die Dudensen-Kurven auf 3 Laichballenproben. Die linke y-Achsenkala gilt für die gestrichelte Kurve

entwickeln (BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978; BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980).

Abweichend von dem Ergebnis der reinen *esculenta*-Population ist das Bild der gemischten *lessonae-esculenta*-Population im Dudenser Moor. Bereits auf den ersten Blick zerfällt dieser *esculenta*-Laich in diskrete Größenklassen (Abb.16). Sie entsprechen sicherlich den Größenklassen bei BERGER, obwohl die Eier insgesamt größer sind und somit die vergleichbaren Klassen von jeweils größeren Eiern gebildet werden. Die Stichprobe, die genommen werden konnte, ist mit 153 Eiern von 3 Weibchen leider relativ klein (Tab.7).

Die Summenkurve dieser Eier aus einer gemischten Population hat ihr Maximum in der gleichen Größenordnung wie die Summenkurve der Eier aus der reinen Bastardpopulation, nämlich bei 1,6-1,7 mm (Abb.17). Beide Kurven zeigen einen Wendepunkt bei 1,3 bis 1,4 mm und einen Sattelpunkt im Bereich von 1,9 bis 2,0 mm. Dazu kommen bei der gemischten Population noch viele sehr große Eier.

Große Eier und Eier von 1,3 bis 1,4 mm sind in der reinen Population überbetont vorhanden. Daraus ergibt sich aber keine sinnvolle Einteilung in Größenklassen. Die besonders zahlreichen Eier der Größe 1,3 bis 1,4 mm in der Lehnstedter Stichprobe beruhen hauptsächlich auf der Einbeziehung eines ungewöhnlichen Laichballens von 1982.

In Abb.14 ist die Summenkurve für alle Laichballenproben des Jahres 1981 dargestellt. Die Einzelkurven für jeden Ballen sind gestrichelt aufgetragen. Man sieht, daß die Eigrößen in den "normalen" Kurven ihr Maximum bei ca. 1,7 mm haben, bei einer überbetonten Häufigkeit der kleinen Eier.

Bei einem Laich (Laich 12, Tab.6) aber sind fast ausschließlich sehr kleine Eier mit Werten um 1,3 mm vertreten. Daneben treten wenige große Eier auf, deren Größe zwischen 1,9 und 2,2 mm liegt (Laich 4 wurde nicht weiter untersucht).

Bei diesem, für die Bastardpopulation ungewöhnlichen Laich, kann man also von einer Unterteilung in zwei Größenklassen sprechen. Das der Laich für diese Population etwas besonderes darstellt, zeigt auch die Tatsache, daß sich aus den Eiern fast ausschließlich *lessonae*-Individuen entwickelten.

4.2.3 Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit

Nach den Untersuchungen von GÜNTHER (1973, 1975a) zur gestörten Fertilität der Bastarde scheint es folgerichtig zu sein anzunehmen, daß auch in den reinen *esculenta*-Populationen Einschränkungen bei der Befruchtung des Laichs und bei der anschließenden Entwicklung auftreten. Andererseits ist es kaum vorstellbar, daß sich die Tiere bei ihrer Fortpflanzung hohe Verluste bereits in den frühen Entwicklungsphasen leisten können.

Die *esculenta*-Männchen haben häufig nur eine geringe Zahl reifer Gameten, und manche besitzen überhaupt keine. Die Hoden sind verkleinert mit einer sehr grob gefurchten Oberfläche und vielen Fetteinlagerungen. Bei den Weibchen sind die Fertilitätsmängel noch nicht histologisch untersucht worden. Man findet aber Tiere, bei denen reife Eier fehlen oder die Eiproduktion deutlich geringer als normal ist. Man findet auch adulte Weibchen mit juvenilen Ovarien (GÜNTHER 1973).

Wegen der zu geringen Anzahl befruchtungsfähiger Spermien bei den *esculenta*-Männchen ist zu vermuten, daß der Laich oft nur ungenügend befruchtet wird. Bei den häufig durchgeführten Kreuzungsversuchen kommt dies allerdings nicht zum tragen, weil der Laich künstlich mit Spermien aus zerquetschten Hoden befruchtet wird. Aus dem Freiland liegen keine Daten über mangelnde Befruchtung von Grünfroschlaich vor.

BERGER (1976) benutzte für seine Kreuzungen *R. esculenta*, die er aus der Rückkreuzung des Bastards mit *R. lessonae* erhalten hatte. Diese Bastarde wiederum stammten aus einer "Urpaarung" *R. ridibunda* x *R. lessonae*. Unter diesen Kreuzungen waren zum Teil auch spontane Eiablagen im normalen Amplexus. Zwei *esculenta*-Männchen paarten sich mit vier *lessonae*-Weibchen. Dabei lag die Befruchtungsrate zwischen 14,3 und 78,3%.

Die *esculenta*-Weibchen legten zweimal Eier mit einem *lessonae*-Männchen ab. Das erste Teilungsstadium konnte dabei einmal bei 100% der Eier beobachtet werden und lag das anderemal bei nur 33,6%. Diesen geringen Prozentsatz erklärt BERGER nicht mit mangelnder Befruchtungsrate der *esculenta*-Eier, sondern er spricht davon, daß das *lessonae*-Männchen noch zu jung war. Als letztes legte noch ein *esculenta*-Weibchen spontan Eier mit ihrem Bruder ab. Dabei waren nur 21,7% des Laichs befruchtet.

Neben BERGER (1976) stellten auch BERGER, ROGUSKI u. UZZELL (1978) fest, daß bei einer von drei reinen *esculenta*-Kreuzungen die Befruchtung nur teilweise erfolgte. Die anderen beiden hatten eine Rate von 100%. Bei dieser einen Kreuzung scheint es eine Abhängigkeit zwischen Eigröße und Befruchtungsrate zu geben. Es konnte beobachtet werden, daß die kleinen Eier am schlechtesten (37%) und die großen am besten (90%) befruchtet sind.

Diese Werte beziehen sich alle auf *R. esculenta*, die nicht aus reinen Bastardpopulationen stammen. Solche Tiere wurden bisher nur einmal bei BERGER u. TRUSZKOWSKI (1980) verwendet. Hier wird aber keine Aussage über die Befruchtungsrate gemacht, sondern nur geprüft, wieviel Kaulquappen das Stadium 25 erreichten (letztes Embryonalstadium nach LIMBAUGH u. VOLPE 1957). Das waren zwischen 35,8 und 91,1% bei der mittleren Eigröße und 57,1% bei den großen Eiern.

Kaulquappen aus kleinen Eiern scheinen allgemein während ihrer Entwicklung bis Stadium 25 häufiger zu sterben als solche aus großen (BERGER 1979; BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978). Beim weiteren Verlauf der Kaulquappenentwicklung kommt es nur noch zu geringen Ausfällen. Ihr Prozentsatz ist wiederum bei den Tieren höher, die aus kleinen Eiern stammen (BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978).

4.2.3.1 Befruchtungsraten bei den Elternarten

Beim Aufsuchen des Laichplatzes von *R. ridibunda* fiel sofort auf, daß alle Eier befruchtet sind. Man erkennt dies bei Grünfröschen leicht daran, daß sich der animalische Pol, der schwarz ist, nach oben gedreht hat. Diese Orientierung des Eies erfolgt bereits wenige Minuten nach der Befruchtung. Es wurden Proben von drei Laichballen entnommen und im Labor ausgezählt. Die Befruchtungsrate von annähernd 100% wurde nicht genauer quantifiziert. Ich ermittelte direkt, wieviel Kaulquappen sich entwickelten. Die Zählung erfolgte sofort nachdem die Kaulquappen frei schwammen (ungefähr Stadium 25).

Es zeigte sich, daß sich aus ungefähr 95% der *ridibunda*-Eier

freischwimmende Kaulquappen entwickelten (Tab.8; Abb.18).

Für *R. lessonae* liegen mir keine quantitativen Daten vor. Bei den zwei *lessonae*-Laichballen aus dem Dudenser Moor und bei dem Laich aus dem Kottenforst bei Bonn waren nahezu 100% befruchtet bzw. entwickelten sich.

Tab.8: Befruchtungsraten und Entwicklung bis Stadium 25

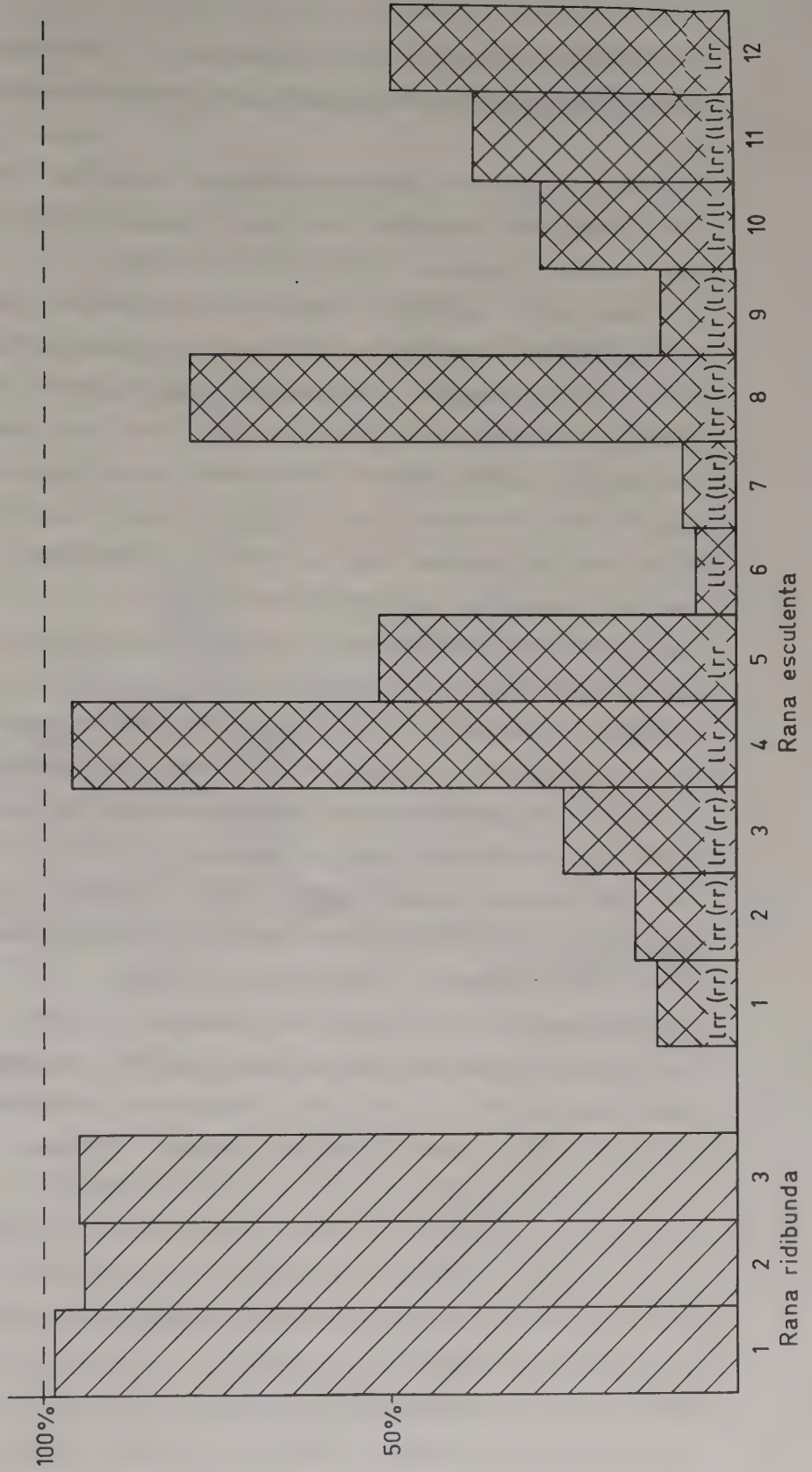
	Anzahl der Eier	befruchtet	geschlüpft (Stadium 25)	
<i>Rana ridibunda</i>				
1	366	?	360	98,4%
2	415	?	391	94,2%
3	296	?	224	94,9%
<i>Rana esculenta</i>				
1	245	?	28	11,4%
2	324	?	47	14,5%
3	213	25,8%	53	24,9%
4	370	96,2%	355	95,9%
5	153	71,2%	79	51,6%
6	88	5,7%	5	5,7%
7	224	?	17	7,6%
8	184	79,9%	145	78,8%
9	131	17,6%	14	10,7%
10	277	33,6%	78	28,2%
11	266	48,5%	101	38,0%
12	90	66,7%	45	50,0%
	2564		967	37,7%

Abb.18: Prozentualer Anteil der Eier, aus denen sich frei schwimmende Kaulquappen (Stadium 25) entwickelten. Die Werte sind von der Befruchtungsrate abhängig. Auf der x-Achse sind die Proben der unterschiedlichen Laichballen aufgeführt. Unten in der Säule sind die Genotypen vermerkt, die aus dem Laich schlüpfen. In Klammern Genotypen, die seltener auftreten.

ll - *Rana lessonae*

rr - *Rana ridibunda*

lr, llr und lrr - die 3 Genotypen von *Rana esculenta*



4.2.3.2 Befruchtungsraten bei *Rana esculenta*

Wie bei den Elternarten sofort die hohe Befruchtungsrate auffällt, so ist für *R. esculenta* auffällig, daß meist nur ein Bruchteil der Eier befruchtet ist.

Aus der gemischten *lessonae-esculenta*-Population hatte ich nur eine Probe von Laich, der vermutlich von einem *esculenta*-Paar abgelegt worden war. Von 51 Eiern waren nur 15 befruchtet (29,4%).

Aus der reinen *esculenta*-Population bei Lehnstedt konnte ich Proben von 12 Laichballen untersuchen. Das waren insgesamt 2564 Eier, aus denen sich 967 freischwimmende Kaulquappen entwickelten. Das sind nur 37,7% (Tab.8). Die Population büßt also bei ihrer Fortpflanzung bereits 2/3 der potentiellen Nachkommen in der ersten Entwicklungsphase ein.

Die Werte schwanken von Laich zu Laich erheblich. Der niedrigste ist 5,7%, und der höchste liegt mit 95,9% in derselben Größenordnung, wie er bei den Elternarten zu beobachten war.

Von den zwölf untersuchten Laichballen entwickelten sich nur bei zweien weit über 50% der Eier, bei zwei anderen lag die Entwicklungsrate immerhin noch um 50%. Die Werte für fünf Laichballen liegen unter 15%. In Abb.18 sind die prozentualen Werte der Laichballen dargestellt. Zum Vergleich sind die Daten von *ridibunda*-Laich mit aufgeführt.

Bei neun Laichballen von *R. esculenta* wurde anhand der Polorientierung oder der stattgefundenen ersten Teilung ermittelt, wieviele Eier befruchtet waren. So konnte festgestellt werden, daß die großen Verluste bereits auf einer unterbliebenen Befruchtung beruhen. Die Einbußen bei der Entwicklung bis zum Stadium 25 schwanken zwischen 0 und 20% (Tab.8).

Bei einem Laich (Nr.7) erreichten zwar 87 Kaulquappen das Stadium 25, doch wiesen bis auf 17 alle körperliche Schädigungen auf. Sie starben relativ rasch nach Erreichen dieses Stadiums. Aus diesem Laich entwickelten sich hauptsächlich *lessonae*-Individuen.

Es galt die Hypothese zu untersuchen, ob der Entwicklungserfolg eventuell davon abhängt, welche Genotypen (LR, LLR, LRR, RR oder LL) sich aus dem Laich entwickeln. In Abb.18 ist dies berücksichtigt. In Klammern sind die Genotypen genannt, die sich nur zu einem geringen Prozentsatz aus dem Laich entwickelten. Die Hypothese läßt sich nicht bestätigen.

Bei den drei Laichballen, die ich 1983 fand, wurde die Befruchtungsrate in

Abhängigkeit von der unterschiedlichen Eigröße bestimmt, um die Behauptung zu überprüfen, ob der Befruchtungserfolg mit zunehmender Eigröße anwächst (BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978). Aus Abb.19 wird ersichtlich, daß Eier der mittlere Größe am besten befruchtet sind. Hier muß allerdings eingeschränkt bemerkt werden, daß die Eier in allen drei Laichballen relativ groß waren.

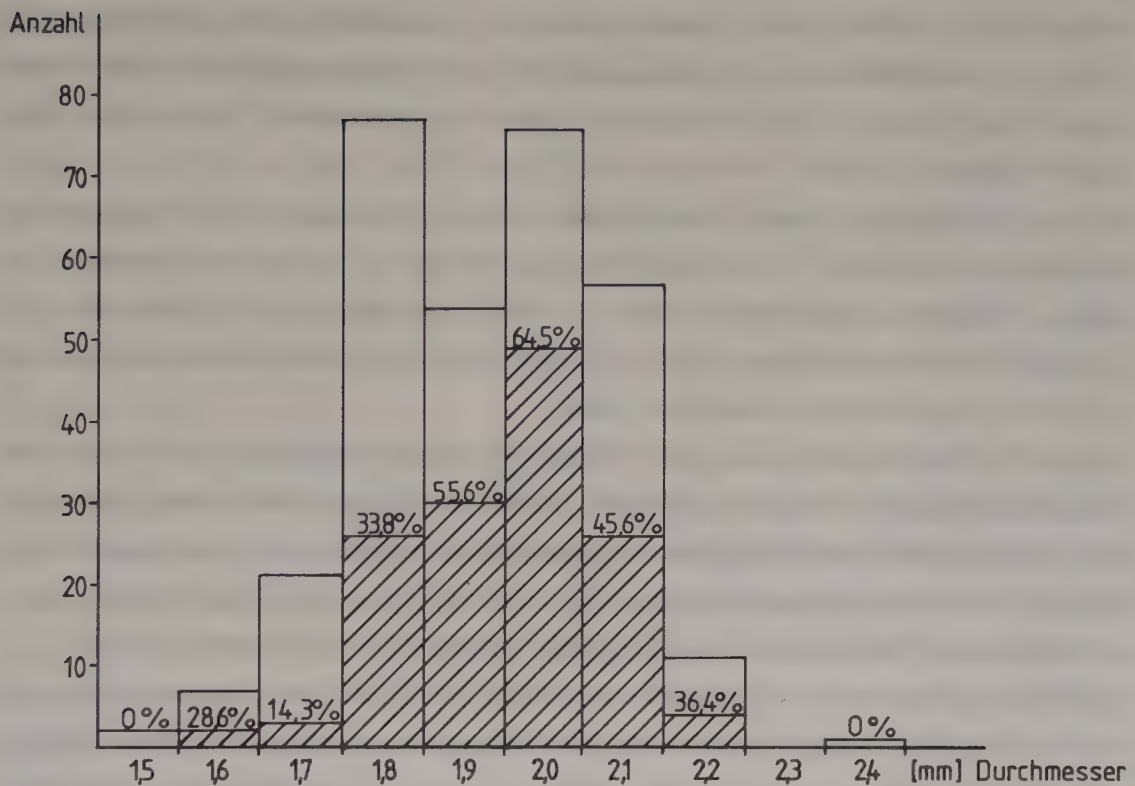


Abb.19: Befruchtungsrate in Abhängigkeit von der Eigröße

4.3 Kaulquappen

Wie erwähnt, gehen bereits beim Laich 2/3 der möglichen Nachkommenschaft verloren. Anschließend folgt ein weiteres verlustreiches Stadium: das der Kaulquappe. Molche, Fische, Gelbrandkäfer und Libellenlarven dezimieren die Zahl der Kaulquappen beträchtlich.

Andererseits ist auch bekannt, daß sich Kaulquappen, wenn sie in zu großer Dichte aufwachsen, gegenseitig in ihrem Wachstum hemmen (SHVARTS u. PYASTOLOVA 1970). Dies konnte auch ich feststellen, als ich die nicht weiter zu untersuchenden Kaulquappen bis zum Wiederaussetzen in für ihre Anzahl zu kleinen Eimern hältete. Trotz ausreichender Fütterung fand kaum Wachstum statt.

Es sind die großen, schnell wachsenden Larven, die einen Vorteil gegenüber den anderen haben, d. h. es ist günstig, als erste zu metamorphosieren. In diesem Zusammenhang interessierte es mich, ob diploide oder triploide *R. esculenta* im Kaulquappenstadium durch Größe und Wachstumsgeschwindigkeit ihren Konkurrenten überlegen sind.

Denkbar schien es mir auch, daß Tiere mit einem teilweise rekombinierten Chromosomensatz zwar in größerer Anzahl existieren, sich aber während der Kaulquappenentwicklung als unterlegen erweisen und herausselektiert werden. Bei metamorphosierten Teichfröschen in reinen Populationen gibt es kaum noch Hinweise auf Introgression (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976).

Für mich schien es nur schwer vorstellbar, daß sich der Bastard während der Larvenentwicklung noch weitere umfangreiche Verluste leisten kann. Wenn er in dieser Zeit durch Konkurrenz viele Nachkommen einbüßt, erreichen zu wenige Tiere die Metamorphose.

In Mitteleuropa findet der Landgang bei Grünfröschen ungefähr drei Monate nach der Eiablage statt, d. h. bei uns in der zweiten Augushälfte (PREYWISCH in FELDMANN 1981). Die Jungfrösche sind wiederum eine beliebte Beute für Vögel, Kleinsäuger und adulte Frösche. Eine Population kann sich somit nur erhalten, wenn ein großer Überschuß an metamorphosierten Tieren vorhanden ist. Es wäre für *R. esculenta* günstig, wenn die durch mangelnde Befruchtung bereits reduzierte Kaulquappenschar sich gegenseitig nur wenig Konkurrenz macht, damit möglichst viele Tiere das Larvenstadium überleben.

4.3.1 Untersuchung der Introgression

4.3.1.1 Arbeitshypothese

Über das Phänomen der Introgression (vgl. 2.2.2.2) ist bislang wenig gearbeitet worden. Es ist bekannt, daß der Bastard der Überträger der Gene von Elternart zu Elternart ist. In den gemischten *ridibunda-esculenta*-Populationen, wo *R. esculenta* sowohl den *ridibunda*- als auch den *lessonae*-Chromosomensatz vererbt, scheint es besonders oft zu "Fehlern" in der Hybridogenese zu kommen, so daß UZZELL, GÜNTHER u. BERGER (1977) es als ein "leaky hybridogenetic system" bezeichneten. Dadurch werden *lessonae*-Gene in den *ridibunda*-Genpool eingebracht. Der umgekehrte Vorgang ist nur schwer vorstellbar. Die einzige Möglichkeit, die ich sehe, ist über *R. lessonae*, die aus Bastardkreuzungen entstehen, denn im Normalfall vererbt *R. esculenta* keine *lessonae*-Chromosomensätze an *R. lessonae*.

Oft wird die Introgression mit ungewöhnlichen Rekombinationen bei der Hybridogenese erklärt. Das Wort Rekombination ist nicht ganz treffend, da man mittlerweile weiß, daß der *lessonae*-Chromosomensatz schon prämeiotisch verloren geht und der *ridibunda*-Satz gleichzeitig verdoppelt wird (TUNNER u. HEPPICH 1981). Da dieser Vorgang bislang in seinen Details unbekannt geblieben ist, kann man auch nicht sagen, wie es hierbei zu Fehlern kommen kann, die schließlich als Introgression sichtbar werden. Wegen der Unklarheiten soll auch im weiteren von Rekombinationen gesprochen werden, weil es den Effekt gut beschreibt.

Hinweise auf rekombinierte Gene bekommt man am leichtesten durch elektrophoretische Auftrennung von Proteinen, wie Muskelenzymen und Albumin. Es liegen bereits umfangreiche Erkenntnisse über Methode und Auswertung vor (z. B. TUNNER 1970, 1972, 1973, 1980; UZZELL u. BERGER 1975; GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; UZZELL, GÜNTHER u. BERGER 1977).

Unter 42 untersuchten *R. esculenta* einer reinen Bastardpopulation in der DDR fanden sich nur zwei Tiere, die in ihrem Laktatdehydrogenase-B-Isoenzyimmuster homozygot waren. Bei 15 Fröschen einer anderen Population war es ein Bastard mit homozygotem Merkmal und bei der

der dritten Population fand sich bei 77 untersuchten Teichfröschen kein Hinweis auf Introgression. Von den untersuchten Fröschen waren 23 juvenil. Bei ihnen wurde keinerlei Homozygotie gefunden.

Man muß bei der Untersuchung von reinen *esculenta*-Populationen auf Introgressionseffekte bedenken, daß viele der Bastarde triploid sind. Ist bei ihnen z. B. ein *ridibunda*-Gen durch ein *lessonae*-Gen ausgetauscht, so muß das bei der alleinigen Untersuchung des LDH-Locus nicht auffallen, weil der *R. esculenta* dann anstatt LRR nur LLR ist. Dies ist nur durch einen Vergleich mit einem anderen Genort, z. B. dem Albumin, feststellbar. Mir schien es möglich, daß Homozygotien in reinen *esculenta*-Populationen doch zahlreich sind, aber solche Tiere bereits im Kaulquappenstadium weitgehend herausselektiert werden. Kaulquappen sind bisher nicht untersucht worden. Meine Hypothese war, daß Introgression bei kleinen Kaulquappen häufiger nachzuweisen ist als bei großen.

4.3.1.2 Elektrophorese von Albumin

Mit Hilfe der elektrophoretischen Auftrennung von Albumin konnte TUNNER 1970 zum erstenmal auch biochemisch zeigen, daß es sich bei *R. esculenta* um einen Bastard handelt.

R. lessonae hat eine Albuminbande, die schneller als die von *R. ridibunda* wandert. *R. esculenta* besitzt als Hybride eine Doppelbande. Bei guter Trennschärfe kann man bei *R. ridibunda* zwei unterschiedlich schnelle Banden entdecken, so daß sich sechs verschiedene Elektrophoresebilder der drei mitteleuropäischen Grünfrösche differenzieren lassen (Abb.20) (TUNNER 1970, 1972, 1973; TUNNER u. DOBROWSKY 1976).

Bei der Elektrophorese auf Stärkegel kann man auch zwei unterschiedlich schnelle *lessonae*-Banden finden, dann sind es entsprechend zehn verschiedene Albuminbandenmuster (GÜNTHER u. LÜBCKE 1979).

Für die Elektrophorese des Albumins von Grünfröschen wurden bislang vier Trägersubstanzen eingesetzt: Polyacrylamid (z. B. TUNNER 1970), 12%ige Stärke (GÜNTHER u. LÜBCKE 1979), Cellogel (HEMMER 1977, 1979) und Agarose (EIKHORST 1980).

Ich führte die Elektrophorese wiederum auf einem Agarosegel durch. Es

handelt sich allerdings eine von den 1980 durchgeführten Untersuchungen abweichende Methode. Sie gibt eine bessere Auftrennung der Proteine (JEPPSON, LAURELL u. FRANZEN 1979).

Die Agarose (ME Johnson) wird in einer Konzentration von 8g/l in einem Barbituratpuffer gelöst, der gleichzeitig als Elektrodenpuffer dient.

Er setzt sich zusammen aus:

10,35g Diäthylbarbiturat

2,88g Calziumlaktat

und 65,70g Natriumddiäthylbarbiturat auf 5l Aqua. dest.

Der pH-Wert beträgt 8,6.

60 ml der Agarose werden auf ein 20cm X 20cm großes Stück Gelbond TM Film aufgebracht. Dann kommt die Platte in einer feuchten Kammer für einen Tag in den Kühlschrank.

Auf die Platte werden 16 Proben in zwei Reihen aufgetragen.

Das Blut entnahm ich den metamorphosierten Fröschen mit einem Hämatokritröhrchen aus dem geöffneten Herz. Die Probe wurde bei 4000 U/min 5 Minuten zentrifugiert und die festen Blutbestandteile anschließend verworfen. Das Serum wurde eingefroren und kann so lange Zeit aufbewahrt werden.

Das Serum wird direkt aus den Hämatokritröhrchen in flache Schlitze aufgetragen, die ich mit einem doppelt geknickten Filterpapier in die Agarose drückte.

Die Platte wird mit einem doppelten Filterpapiersteifen mit dem Puffer verbunden.

Die Elektrophorese läuft 2 Stunden bei einer Stromstärke von 80mA.

Anschließend wird die Platte in einem Gemisch aus Pikrinsäure und Eisessig 15 Minuten fixiert (15g Pikrinsäure auf 1l Aqua. dest. und 200ml Eisessig).

Nachdem die Platte trocken ist, wird sie 10 Minuten gefärbt (5g Amidoschwarz 10B auf 2l Entfärberlösung).

Die dann folgende Entfärbung wird mit einem Gemisch aus Eisessig (200ml), Methanol (900ml) und Aqua. dest. (900ml) durchgeführt.

Besonders interessant für die Untersuchungen ist, daß bei den Elektropherogrammen triploide *R. esculenta* aufgrund des Gen-Dosis-Effektes erkannt werden können. Je nachdem welcher Chromosomensatz doppelt vorliegt, ist die entsprechende Bande deutlich intensiver als die andere. So können LLR- und LRR-Triploide als solche angesprochen werden.

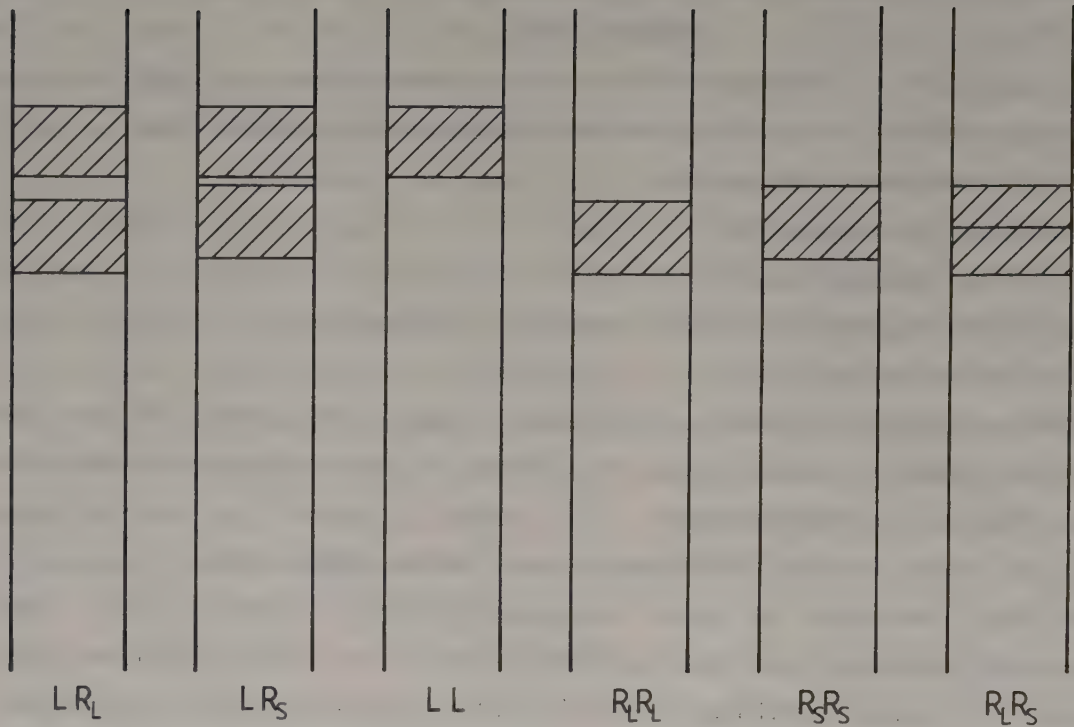


Abb.20: Albuminbanden der drei mitteleuropäischen Grünfrösche

LL - *Rana lessonae*

RR - *Rana ridibunda*

LR - *Rana esculenta*

R_L - langsame *ridibunda*-Bande

R_S - schnelle *ridibunda*-Bande

4.3.1.3 Elektrophorese von Muskelenzymen

Mit der Untersuchung des Albumins hat man nur einen Genort, und das ist für die Untersuchungen, die indirekte Rückschlüsse auf das Genom, das auch rekombiniert sein kann, möglich machen sollen, zu wenig. Hier hat sich mittlerweile die elektrophoretische Auftrennung von Muskelenzymen bewährt (UZZELL u. BERGER 1975; GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; UZZELL,

GÜNTHER u. BERGER 1977; TUNNER 1980). Durch die Vielzahl der bisher schon durchgeführten Untersuchungen dieser Art sind die Elektropherogramme für den Bastard und die Elternarten bekannt, und so kann eine Zuordnung durch direkten Vergleich leicht erfolgen.

In Abb.21 sind die Banden der vier Enzyme zu sehen, die ich für meine Untersuchungen auswählte. Es handelt sich um Laktatdehydrogenase (LDH), Phosphoglucomutase (PGM), Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT) und α -Glycerophosphat-Dehydrogenase (α -GDH).

Die Enzyme gewann ich aus der Oberschenkelmuskulatur der metamorphosierten Frösche. Die Muskulatur wird ungefähr mit dem gleichen Volumen Aqua. dest. versetzt und in einem Eppendorf-Reaktionsgefäß mit einer Pinzette zerstampft. Die Proben wurden in einer Kühltruhe bei -90°C aufbewahrt.

Die Elektrophorese wurde auf 12%igem Stärkegel durchgeführt, das auf eine Glasplatte aufgebracht war. Die Platte mit dem Gel wurde in einer feuchten Kammer im Kühlschrank für einen Tag aufbewahrt.

Als Elektrodenpuffer dient ein Zitronensäure-Tris-Puffer pH 7 (9,04g Zitronensäure und 16,35g Tris auf 1l Aqua. dest.). Er wird nach Verdünnung auch gleichzeitig als Gelpuffer verwendet (66,7ml Elektrodenpuffer/Liter). Der Elektrodenpuffer wird durch ein doppeltes Filterpapier mit dem Gel verbunden.

Die Probenschlitze werden durch Filterpapierstückchen geschaffen, die in das Gel hineingesteckt werden und es an dieser Stelle aufsaugen.

Mit einer Eppendorfpipette werden 5 μl Probe in den Schlitz pipettiert. Bei einer Plattengröße von 20cm X 20cm wird ein Strom von 40mA für 2 Stunden angelegt.

Die Darstellung der einzelnen Enzyme erfolgt nach der Standardmethode von SHAW u. PRASAD (1970).

Bei der Untersuchung der Muskelenzyme zeigte sich leider kein auswertbarer Gen-Dosis-Effekt, so daß ein Erkennen und somit Einordnen der Triploiden nicht möglich war. Nur beim LDH ist eine Identifikation der Triploiden möglich.

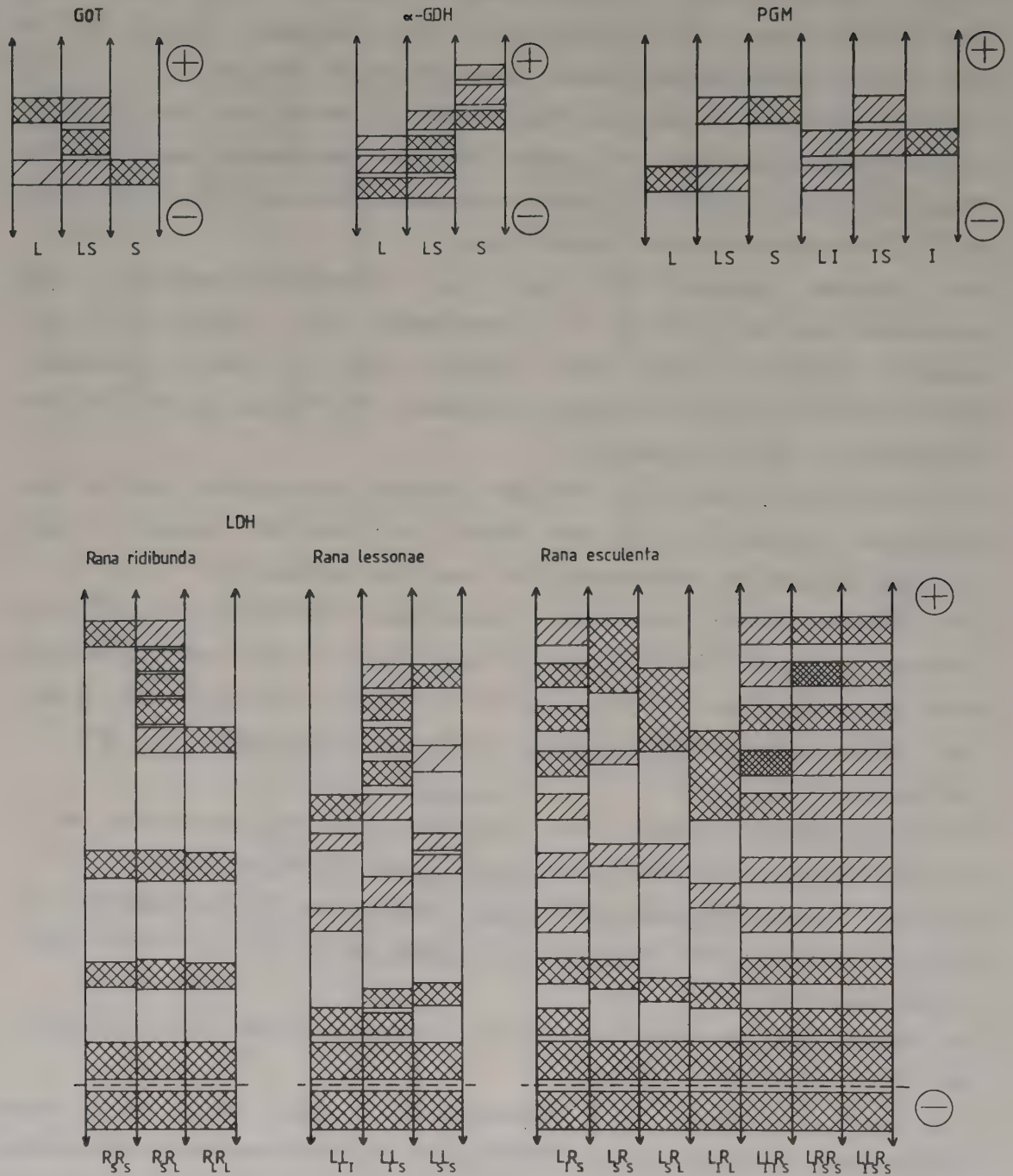


Abb.21: Bandenmuster der 4 untersuchten Muskelenzyme auf 12%iger Stärke nach GÜNTHER u. HÄHNEL 1976 (Laktatdehydrogenase) und UZZELL u. BERGER 1975 (Phosphoglucumutase, Glutamat-Oxalazetat-Transaminase und α -Glycerophosphat-Dehydrogenase).

4.3.1.4 Kaulquappenfang und Haltungsbedingungen

Um die Hypothese zu überprüfen, ob bei wachsender Kaulquappengröße der prozentuale Anteil an Introgression sinkt, fing ich in Lehnstedt Kaulquappen unterschiedlicher Größe.

Leider gelang es nicht, die kleinsten Quappen mit einer Kopf-Rumpf-Länge unter 5mm lebend ins Labor zu bringen. Sie überlebten den Transport nicht. Die übrigen gefangenen *esculenta*-Larven teilte ich in drei Größenklassen ein, wobei insgesamt 61 Kaulquappen zur Verfügung standen.

Fangdatum	K-R-Länge	Anzahl
11.6.81	5-15mm	27
	15-25mm	2
24.6.81	15-25mm	12
13.7.81	25mm	20

Die Anzahl der Versuchstiere wurde von mir so gewählt, daß ich einerseits eine ausreichend große Anzahl für eine gesicherte Aussage habe, andererseits aber aus Naturschutzgründen nicht zuviele Tiere der Population entnehme.

Da eine unmittelbare Untersuchung der Kaulquappen keine befriedigenden Ergebnisse bei der Enzymelektrophorese lieferte, wurden die Kaulquappen bis zur Metamorphose gehältert.

Jede Größenklasse wurde getrennt in einem 5l-Aquarium ohne Bodengrund, aber mit einigen Wasserpflanzen, aufgezogen. Einmal wöchentlich wurde das gesamte Wasser gewechselt. Die Algen an den Seitenwänden wurden nicht entfernt und dienten somit als Zusatznahrung. Hauptnahrung war Fischfutter (TetraMin), das einmal täglich angeboten wurde.

Für den Landgang stand schwimmendes Schaumgummi zur Verfügung.

Nach der Metamorphose wurden die Frösche mit Äther getötet. Ich entnahm ihnen Blut und die Oberschenkelmuskulatur und vermaß die relevanten morphologischen Merkmale: Kopf-Rumpf-Länge, Tibialänge, Größe von Callus internus und Digitus primus.

4.3.1.5 Ergebnis der Introgressionsuntersuchungen

Die 20 größten Kaulquappen (KRL beim Fang über 25mm) metamorphosierten alle. Leider konnten aber nur 14 Tiere davon untersucht werden. Von den Larven mittlerer Größe (KRL beim Fang zwischen 15 und 25mm) erreichten 12 die Umwandlung, bei den kleinen (KRL beim Fang zwischen 5 und 15mm) waren es nur 18 von 27.

Von allen wurden die Albumine elektrophoretisch aufgetrennt. Alle zeigten die für *R. esculenta* typische Doppelbande.

Die vier Muskelenzyme konnten nicht bei allen Tieren untersucht werden.

Tab.9: Anzahl der Kaulquappen, deren Muskelenzyme untersucht wurden

	große Kaulquappen	mittlere Kaulquappen	kleine Kaulquappen
insgesamt	14	12	18
	davon untersucht		
PGM	13	11	13
α -GDH	12	11	13
LDH	10	6	16
GOT	14	11	15

Auch hier wurden nur die für *R. esculenta* typischen Banden sichtbar. Somit konnte ich bei diesen Larven der *esculenta*-Population überhaupt keinen Fall von Introgression nachweisen.

Es wäre natürlich denkbar, daß die Bastarde mit Introgressionserscheinungen gerade diejenigen waren, die die Metamorphose nicht schafften. Außerdem wäre es möglich, daß sich Rekombinationen in den Triploiden verbergen (vgl. 4.3.1). Diese Fragen können bei dieser Vorgehensweise nicht geklärt werden. Leider lieferte die Elektrophorese des LDH keine auswertbaren Ergebnisse im Hinblick auf den Triploidiecharakter, so daß kein Vergleich mit den Albuminbanden möglich war.

Bemerkenswert ist, daß alle Frösche morphologisch *R. lessonae* sehr nahe stehen, und daß es sich bei allen Triploiden um LLR-Bastarde handelt. Aber auch die diploiden Teichfrösche liegen zum Teil mit ihrem Indexwert *Digitus primus/Callus internus* deutlich unter zwei. Das sind Werte, die eigentlich für *R. lessonae* typisch sind (Abb.22).

Allerdings ist die Form auch bei den relativ großen Fersenhöckern immer anders als bei *R. lessonae*, d. h. niemals so gleichmäßig gerundet und immer mit einem leicht verschobenen Hochpunkt. Eine morphologische Unterscheidungsmöglichkeit ist also dennoch weiterhin gegeben.

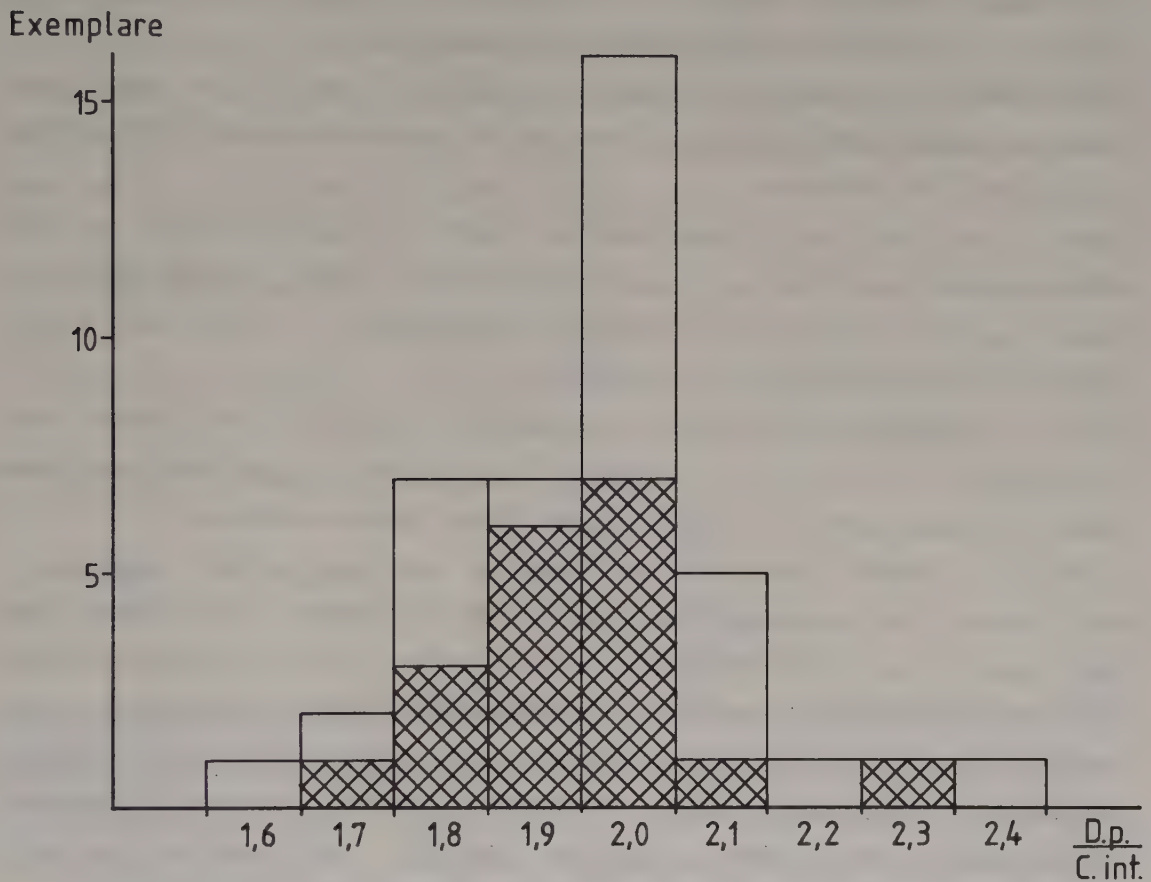


Abb.22: Der Index Digitus primus/Callus internus für aufgezogene, metamorphosierte *Rana esculenta* aus der *esculenta*-Population. Die Werte für den Index sind in Klassen eingeteilt. Die Y-Achse gibt die Anzahl der Tiere pro Klasse an. Die Schraffur gibt die Anzahl der Triploiden an. Werte unter 2 sind typisch für *Rana lessonae*.

4.3.2 Laichcharakterisierung durch Kaulquappenaufzucht

Im folgenden soll geklärt werden, welche Genotypen jeweils aus dem Laich schlüpfen.

Da sich herausgestellt hat, daß bei den gefangenen Kaulquappen keine LRR-Typen gefunden wurden, muß überprüft werden, ob sich diese überhaupt in größerer Anzahl aus dem Laich entwickeln.

Unbeantwortet ist auch die Frage, ob in einem Laich nur ein oder zwei Genotypen genetisch fixiert sind, oder ob die unterschiedlichsten Genotypen aus einem Laich schlüpfen.

Denkt man an die Größenklassen beim *esculenta*-Laich, so ist offensichtlich, daß hieraus sowohl diploide als auch triploide Bastarde schlüpfen. Nicht bekannt ist aber, ob sich sowohl LLR- als auch LRR-Triploide aus demselben Laich entwickeln.

Diskrete Eigrößenklassen sind in der von mir untersuchten Population nicht die Regel. Die Eier sind im Durchschnitt sehr groß, so daß man vermuten kann, daß hauptsächlich triploide *R. esculenta* daraus entstehen.

GÜNTHER (1982) vertritt die Ansicht, daß in reinen *esculenta*-Populationen die diploiden Männchen meist R-Gameten produzieren, daß aber auch L- und LR-Gameten vorkommen müssen. Da die Weibchen häufig LR-Gameten an ihre Nachkommen weitergeben, sollten eigentlich viele LRR-Bastarde entstehen. Nach seinen Untersuchungen besaßen die Weibchen neben den LR-Gameten meist R-Gameten und nur selten L-Gameten. Daraus könnte man schließen, daß der häufigste Laich der ist, aus dem sowohl triploide LRR- als auch diploide LR-Bastarde hervorgehen.

Andererseits sollen die in der Population sehr häufigen LLR-Triploiden hauptsächlich L-Gameten produzieren und von Triploiden können auch LR- und RR-Gameten stammen. Die LLR-Triploiden ersetzen also weitgehend *R. lessonae*, der in den "normalen" *lessonae-esculenta*-Populationen die L-Gameten für den Bastard zur Verfügung stellt.

Wenn die Paarungen zwischen den *R. esculenta* rein zufällig sind, so müßten auch manchmal tetraploide *R. esculenta* entstehen, oder aber, wenn zwei "gleiche" Chromosomensätze aufeinandertreffen, Angehörige der Elternarten. Ich konnte aber nie einen adulten *R. lessonae* oder *R. ridibunda* in der Lehnstedter Population beobachten, und auch bei den gefangenen Kaulquappen waren keine Elternarttiere vertreten.

GÜNTHER u. HÄHNEL (1976) entdeckten allerdings in zwei *esculenta*-Populationen unter den adulten Fröschen insgesamt drei *lessonae*-Genotypen. Sie meinen, daß diese Tiere sicher aus Bastardkreuzungen entstanden sind, wenn sie zu einem so geringen Prozentsatz vertreten sind. Kreuzt man künstlich zwei *R. esculenta* aus einer Gegend, in der reine Bastardpopulationen oder zumindest Populationen mit großem Bastardüberschuß existieren, so erhält man neben den vielen *R. esculenta*-Nachkommen auch Elternartphänotypen (GÜNTHER 1973).

GÜNTHER (1982) macht folgende Angaben zu Kreuzungen, an denen zwei *R. esculenta* beteiligt sind, wobei er allerdings keine Unterscheidung zwischen LLR- und LRR-Bastarden trifft.

$$\begin{aligned} \text{esc.}\sigma^7 2n \times \text{esc.}\phi 2n &\longrightarrow \text{rid. oder esc.} \\ &\text{selten les.} \\ \text{esc.}\sigma^7 2n \times \text{esc.}\phi 3n &\longrightarrow \text{esc. oder rid.} \\ &\text{selten les.} \\ \text{esc.}\sigma^7 3n \times \text{esc.}\phi 2n &\longrightarrow \text{esc.} \\ &\text{selten rid. und les.} \\ \text{esc.}\sigma^7 3n \times \text{esc.}\phi 3n &\longrightarrow \text{les.} \\ &\text{selten esc. und rid.} \end{aligned}$$

Wenn dies so ist, sollten sich auch im Laich, der im Freiland gesammelt wird, einige Angehörige der Elternarten finden lassen. Es müßte sogar Laich geben, aus dem hauptsächlich *R. ridibunda* oder *R. lessonae* schlüpfen. Diese müßten dann aus unbekannten Gründen rasch sterben, falls sie überhaupt schlüpfen. Die Bastardpopulation würde also wieder eine Vielzahl an potentiellen Nachkommen einbüßen.

Um Aussagen über die Genotypen machen zu können, die sich aus verschiedenen *esculenta*-Laichballen entwickeln, zog ich die Kaulquappen wiederum bis zur Metamorphose auf, da eine Untersuchung vorher nicht möglich war.

Stichprobe aus jedem Laich - es war derselbe, bei dem auch die Eigrößen vermessen wurden - waren zehn Kaulquappen, die ich unter den geschlüpften Tieren auswählte. Dabei achtete ich darauf, daß sowohl größere als auch kleinere Larven darunter waren.

Kaulquappen von elf Ballen wurden aufgezogen. Bei fünf Stichproben erreichten alle zehn die Metamorphose, in vier Fällen waren es nur neun.

Bei einer Ballenstichprobe metamorphosierten nur acht Frösche und bei einer sogar nur fünf.

Die zehn Kaulquappen wuchsen jeweils in einem 5l-Aquarium auf und wurden mit Fischfutter gefüttert.

4.3.2.1 Triploidie und Elektrophorese von Albumin

Triploide Individuen erkennt man am leichtesten an ihren vergrößerten Erythrozyten (UZZELL 1963, 1964). Die Kerngröße ist von der Chromatinmasse abhängig, und deshalb ist bei Triploiden sowohl der Kern als auch durch die Kern-Plasma-Relation bedingt die gesamte Erythrozyte $\frac{1}{3}$ größer als bei diploiden Tieren (GÜNTHER 1977).

Von jedem Frosch wurde ein luftgetrockneter Blutausschlag angefertigt. Eine Färbung erwies sich als unnötig. Die Erythrozyten wurden bei einer 1000fachen Vergrößerung unter dem Mikroskop betrachtet.

Bei den Kaulquappen sind die Erythrozyten bezüglich ihrer Größe noch sehr variabel, so daß ein Erkennen der Triploidie nicht möglich ist (GÜNTHER mündl.). Bei den von mir für die Untersuchung benutzten frisch metamorphosierten Fröschen waren die Schwankungen in der Größe immer noch stärker als bei adulten Tieren, aber eine eindeutige Einteilung konnte problemlos erfolgen.

Die untersuchten *R. esculenta* waren zum überwiegenden Teil triploid. Bei Laich 4, 5, 10 und 11 waren alle Frösche triploid, während sich bei Laich 7 und 9 alle als diploid erwiesen. Bei Laich 1, 2, 3 und 8 sind jeweils nur wenige Tiere diploid (Tab.10). Von Laich 6 konnten nur drei Kaulquappen im Einzelversuch aufgezogen werden, die alle triploid waren. Sie sind in Tab.10 nicht mit aufgenommen.

Die Frösche sind in Tab.10 nach dem Datum ihrer Metamorphose geordnet, d. h. das Tier Nr. 10 machte als letztes die Umwandlung.

Es zeigt sich, daß die Diploiden längere Zeit für ihre Larvenentwicklung benötigen und somit erst spät metamorphosieren. Eine Ausnahme ist Laich 8, bei dem die beiden Diploiden als erste an Land gingen.

Als zweiter Schritt zur Identifizierung der Frösche wurde eine

Tab.10: Genotypen, die aus Proben unterschiedlicher Laichballen der *esculenta*-Population schlüpfen.

LL - *Rana lessonae*

RR - *Rana ridibunda*

LR - diploide *Rana esculenta*

LLR, LRR - triploide *Rana esculenta*

D - diploid

T - triploid

Zum Teil Widersprüche zwischen
diploid (Albuminbande) und trip-
loid (Erythrozytengröße)

Laich 1	Laich 2	Laich 3	Laich 4
1 T LRR	1 T LRR	1 T LRR	1 T LLR
2 T LRR	2 T LRR	2 T LRR	2 T LLR
3 T LRR	3 T LRR	3 T LRR	3 T LLR
4 T LRR	4 T LR	4 T LRR	4 T LLR
5 T LRR	5 T LRR	5 T LRR	5 T LLR
6 T LRR	6 T LRR	6 T LRR	6 T LLR
7 T LR	7 T LRR	7 T LRR	7 T LLR
8 T LRR	8 T LRR	8 T LRR	8 T LLR
9 D RR	9 D RR	9 D RR	9 T LLR
10 D RR	10 T LR	10 T LRR	10 T LLR

Laich 5	Laich 7	Laich 8	Laich 9
1 T LRR	1 D LL	1 T LRR	1 D LR
2 T LRR	2 D LL	2 T LRR	2 D LR
3 T LRR	3 D LL	3 T LRR	3 T LLR
4 T LRR	4 D LL	4 T LRR	4 D LR
5 T LRR	5 D LL	5 T LRR	5 T LLR
6 T LRR	6 - -	6 T LRR	6 T LLR
7 T LR	7 - -	7 T LRR	7 T LLR
8 T LRR	8 - -	8 D RR	8 T LLR
9 T LRR	9 - -	9 T LRR	9 T LLR
10 - -	10 - -	10 - -	10 - -

Laich 10	Laich 11	Laich 12
1 D LR	1 T LRR	1 T LRR
2 D LR	2 T LRR	2 T LRR
3 D LR	3 T LRR	3 T LRR
4 D LL	4 T LRR	4 T LRR
5 D LL	5 T LRR	5 T LRR
6 D LR	6 T LRR	6 T LRR
7 D LL	7 T LRR	7 T LRR
8 D LL	8 T LR	8 T LRR
9 - -	9 T LLR	9 T LRR
10 - -	10 - -	10 T LR

Elektrophorese des Albumins durchgeführt. Anhand des Gen-Dosis-Effektes kann man damit neben der Artzugehörigkeit auch feststellen, ob es sich bei den Triploiden um LLR- oder LRR-Bastarde handelt.

Bis auf eine Ausnahme (Laich 11) schlüpften aus einem Laichballen nur Triploide einer Form. Erstaunlich oft, bei 7 Laichballen, handelte es sich um LRR-Bastarde (Tab.10). Das ist verwunderlich, da LRR-Tiere unter den im Freiland gefangenen Kaulquappen nur sehr vereinzelt zu finden waren.

Aus drei Laichballen entwickelten sich LLR-Bastarde. Darunter ist auch Laich 4, aus dem sich dank einer hohen Befruchtungsrate viele Kaulquappen entwickelten. Laich 8 wies eine ähnlich gute Schlupfrate auf, aber alle Frösche waren LRR-Bastarde (Abb.18; Tab.10).

Außerdem stellte sich heraus, daß es sich bei vielen der diploiden Tiere nicht um *R. esculenta* handelte, sondern um Angehörige der Elternarten. Nur die beiden zuerst metamorphosierten Frösche von Laich 9 und die Hälfte der Tiere von Laich 10 waren diploide *R. esculenta*. Alle spät metamorphosierenden Diploiden waren nach ihrem Elektropherogramm *R. ridibunda*. Die fünf, die sich aus Laich 7 entwickelten und vier Diploide von Laich 10 waren *R. lessonae*. Laich 7 war derjenige, der hauptsächlich aus kleinen Eiern bestand, und bei dem die meisten geschlüpften Larven so starke Deformierungen aufwiesen, daß sie kein freischwimmendes Stadium erreichten.

Die Eier von Laich 10 hingegen waren sehr groß, obwohl dort nur diploide Tiere zur Entwicklung kamen.

Neben den hier beschriebenen Aufzuchtversuchen mit jeweils 10 Kaulquappen pro Laich, wurden von denselben Laichballen auch Tiere im Einzelversuch aufgezogen, um ihr Wachstum zu verfolgen (vgl. 4.3.3). Dazu gehörten auch alle überlebenden Kaulquappen von Laich 6 (s. o.). Diese Frösche wurden nach der Metamorphose ebenfalls auf Triploidie und Albuminbanden untersucht. Es handelte sich durchweg um Triploide, deren verdoppelter Chromosomensatz dem ihrer Geschwister entsprach.

Eine Besonderheit war wiederum Laich 7. Drei von vier einzeln aufgezogenen Tieren erwiesen sich erneut als *R. lessonae*, während sich ein Frosch als ein triploider LLR-Bastard herausstellte. Aus diesem Laich entwickelten sich also nicht ausschließlich *R. lessonae*, sondern auch vereinzelt triploide *R. esculenta*.

Es wurden somit die unterschiedlichsten Laichballen gefunden. Entweder es fanden sich nur Triploide, und zwar bis auf eine Ausnahme nur LRR oder

LLR - nicht gemischt - oder aber es waren einzelne diploide *R. esculenta* oder aber *R. ridibunda* darunter. Einem Laichballen entstammen fast ausschließlich *lessonae*-Nachkommen und nur vereinzelte LLR-Bastarde und einer setzt sich aus *R. lessonae* und diploiden *R. esculenta* zu gleichen Teilen zusammen.

Zum Vergleich wurden die gleichen Aufzuchtversuche auch mit drei Laichballen aus der gemischten *lessonae-esculenta*-Population aus dem Dudenser Moor durchgeführt. Die Eltern müssen hier allerdings nicht zwei *R. esculenta* gewesen sein, sondern bei einem Partner kann es sich durchaus um einen *R. lessonae* gehandelt haben, möglicherweise das Männchen (vgl. 4.2.2).

Auch hier lassen sich viele Triploide finden. Bei Laich D3 machen sie sogar 90% aus. Nur ein Tier ist ein diploider *R. esculenta* (Tab.11).

Bei Laich D1 und D2 sind drei verschiedene Genotypen vertreten, was bei dem Laich aus der reinen *esculenta*-Population nicht vorkam. Es handelt sich um triploide LLR, diploide *R. esculenta* und *R. lessonae*.

Die elektrophoretische Auftrennung der Albumine von Laich 10-12 (Tab.10) und des Laichs aus dem Dudenser Moor führten sechs Studenten im Rahmen eines von mir geleiteten Projektes durch.

Tab.11: Drei Proben von Laichballen aus der *lessonae-esculenta*-Population im Dudenser Moor. Die Weibchen waren wahrscheinlich *Rana esculenta*.

T = triploid, D = diploid

LL - *Rana lessonae*

LR, LLR - *Rana esculenta*

Laich D1	Laich D2	Laich D3
1 T LLR	1 T LLR	1 T LLR
2 T LLR	2 T LLR	2 T LLR
3 T LLR	3 D LR	3 T LLR
4 D LR	4 D LL	4 T LLR
5 D LR	5 T LLR	5 T LLR
6 D LR	6 D LL	6 T LLR
7 D LL	7 D LL	7 T LLR
8 D LL	8 D LL	8 T LLR
9 D LL	9 T LLR	9 D LR
10 D LL	10 - -	10 T LLR

4.3.2.2 Elektrophorese von Muskelenzymen und morphologische Merkmale

Bereits bei der Betrachtung der Albuminelektrophoresen fiel auf, daß bei manchen triploiden Versuchstieren keine der beiden Banden intensiver ausgeprägt war, so daß nicht herausgefunden werden konnte, welcher Chromosomensatz verdoppelt vorlag. Oder aber waren diese Frösche im Bezug auf ihre Albumine gar nicht triploid?

Dieser Fall lag bei fünf *R. esculenta* (Laich 1 Nr.7, Laich 2 Nr.4, Laich 5 Nr.7, Laich 11 Nr.8 und Laich 12 Nr.10) vor (Tab.10).

Um der Sache weiter nachzugehen, führte ich für die ersten drei noch eine elektrophoretische Auftrennung der Laktatdehydrogenase durch. Bei zweien stellte sich heraus, daß sie für dieses Merkmal nur diploid waren. Der dritte zeigte ein LDH-Elektropherogramm, wie es für einen LRR-Bastard typisch ist, also dieselbe Verdopplung, die auch bei seinen Geschwistern auftrat (Tab.12).

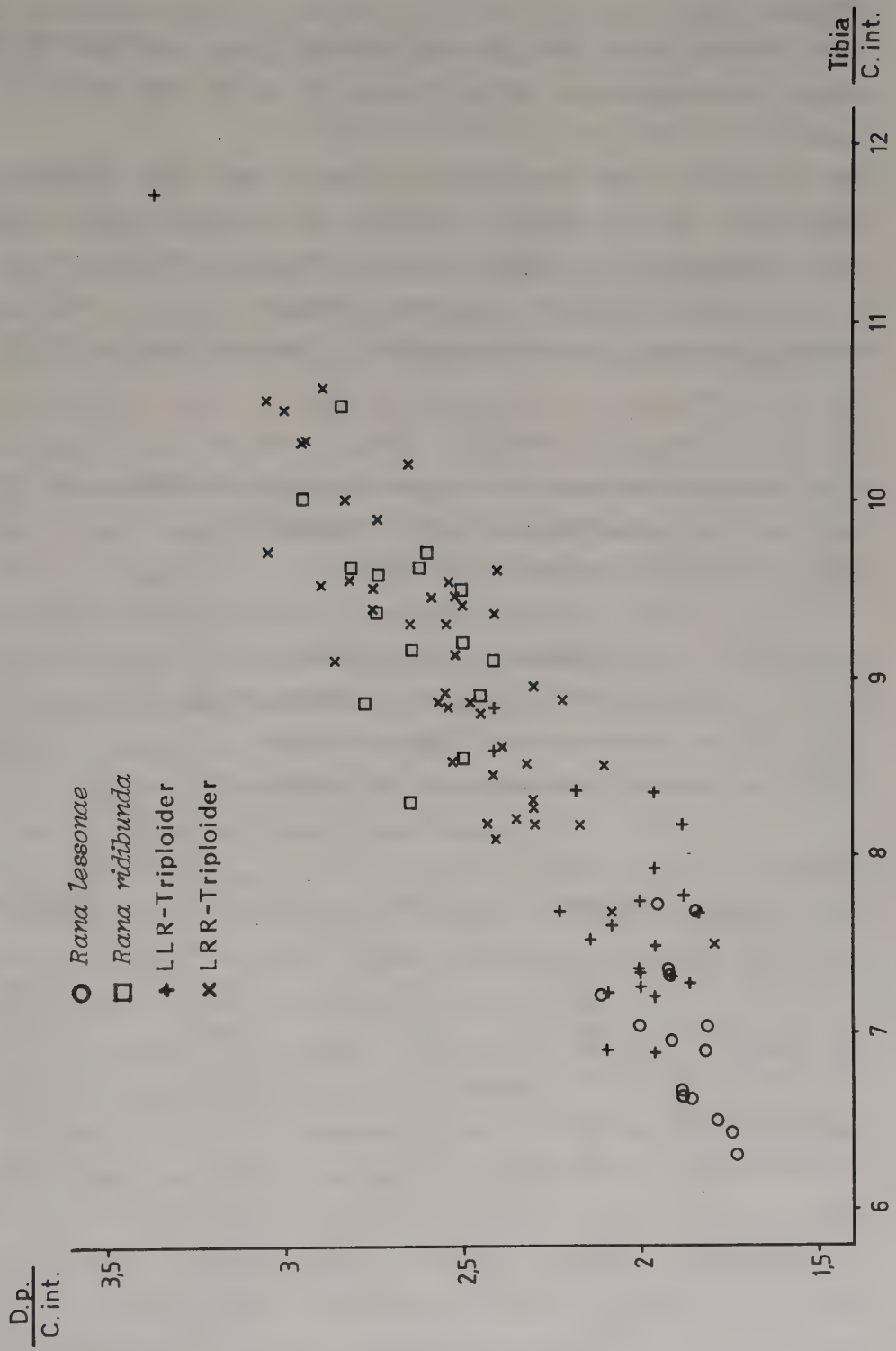
Die zusätzliche Hinzuziehung der morphologischen Werte (D.p./C. int. und Tibia/C. int.) brachte keine weiteren Anhaltspunkte. Alle liegen in einem Bereich, der sowohl von diploiden als auch von triploiden *R. esculenta* ausgefüllt wird.

Dies Ergebnis kann nur bedeuten, daß bei diesen triploiden *R. esculenta* die Verdreifachung der Gene nicht durchgängig gilt, sondern das manche Merkmale, wie z. B. die Erythrozytengröße, triploid bestimmt sind, während andere phänotypische Ausbildungen nur diploid festgelegt sind. Solche *R. esculenta*, bei denen die Triploidie offensichtlich nicht durchgängig alle Merkmale betrifft, sind bereits mehrmals beschrieben worden (UZZELL u. BERGER 1977; TUNNER 1980).

Ein interessanter Fall, der leider nicht weiter untersucht werden konnte, ist der LLR-Bastard unter durchweg LRR-Tieren (Laich 11 Nr. 9). Möglicherweise zeigt der Frosch nur in diesem Merkmal "Albumin" einen solchen Genotyp, während er in anderen Merkmalen LRR-Gene aufweist. Seine morphologischen Daten entsprechen zumindest mehr einem LRR-Bastard (D.p./C.int.=2,4).

Auch alle Nachkommen, die sich aufgrund ihrer Albuminbanden als Angehörige der Elternarten entpuppten, überprüfte ich noch einmal in ihrem LDH-Locus (Ausnahme Laich 10).

Abb.23: Der Index Digtus primus/Callus internus in Abhängigkeit vom Index Tibia/Callus internus.



Bis auf zwei Tiere bestätigte die Untersuchung des LDH die Charakterisierung als *R. ridibunda* oder bei Laich 7 als *R. lessonae*. Die morphologischen Daten untermauerten ebenfalls die Zugehörigkeit zu den Elternarten.

Zwei Frösche aber, die für das Albumin eine *ridibunda*-Bande hatten, zeigten beim LDH ein Bild, wie es für einen diploiden *R. esculenta* typisch ist (Laich 1 Nr.10, Laich 3 Nr.9).

Bei dem Tier Nr.9 von Laich 3 konnte auch die Phosphoglucomutase aufgetrennt werden, die sich ebenfalls als *esculenta*-artig darstellte. Bei diesem Tier waren die morphologischen Werte so, wie sie für *R. ridibunda* erwartet werden, bei dem anderen hingegen (Laich 1 Nr.10) waren die beiden Indexwerte merkwürdigerweise im *lessonae*-Bereich (Tab.12).

Tab.12: Biochemische und morphologische Merkmale von Tieren mit Introgressionen und "Teiltriploiden".

T = triploid, D = diploid

RR - *Rana ridibunda*

LR - diploide *Rana esculenta*

LLR, LRR triploide *Rana esculenta*

E - Tiere aus Einzelaufzuchten

L1-7 (Beispiel): Laich 1, Tier Nr.7

		Albumin	LDH	D.p./C.int.	Tib./C.int.	PGM
L1-7	T	LR	LR	2,55	9,10	-
L1-10	D	RR	LR	1,90	7,50	-
L2-4	T	LR	LRR	2,67	9,89	LR
L3-9	D	RR	LR	2,83	10,44	LR
L5-7	T	LR	LR	2,39	8,87	LR
L4-10	T	LLR	-	2,41	8,83	-
L5-2	T	LRR	-	2,08	7,67	-
L5-9	T	LRR	-	1,79	7,50	-
E-1	T	LLR	-	2,41	8,59	-
E-2	T	LLR	-	3,36	11,71	-

Im Gegensatz zu den erst beschriebenen Fällen, bei denen man nicht weiß, ob die teilweise auftretende Triploidie als Introgressionseffekt anzusprechen ist, sind die Phänomene der beiden zuletzt besprochenen Frösche sicher ein Hinweis auf stattgefundene Rekombination. Dabei ist besonders interessant, daß bei einem Tier sowohl Merkmale vorkommen, die nur durch *ridibunda*-Gene bestimmt werden, als auch andere, die mit *lessonae*-Genen fixiert sind.

Eine Zuordnung zu einer der drei Grünfroschformen fällt für solche Fälle schwer. Meist wurde bisher die äußere Erscheinung als grundlegend gewertet und danach festgelegt, ob es sich um einen *R. ridibunda*, *R. esculenta* oder *R. lessonae* handelt (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976).

Für die Triploiden von Laich 1-9 einschließlich der Einzelaufzuchten wurden die morphologischen Werte, die sich als besonders charakteristisch für die drei Grünfroschformen erwiesen hatten, graphisch dargestellt. Für die Auftrennung stellte sich als besonders vorteilhaft das Auftragen des Index Tibia/Callus internus gegen den Index Digitus primus/Callus internus heraus (Abb.23). Hier sind außerdem Angehörige der Elternarten aufgenommen, die zu Kontrollzwecken ebenfalls mit aufgezogen wurden.

Es zeigt sich, daß die Werte der triploiden LLR-Bastarde um die von *R. lessonae* streuen und dasselbe finden wir bei den LRR-Bastarden, die die *R. ridibunda* umringen. Es fällt auf, daß beide Formen von Triploiden weit in die potentielle Wertewolke der diploiden *R. esculenta* vorstoßen, so daß es fast zu Überschneidungen beider kommt.

Fünf Punkte liegen allerdings an ungewöhnlicher Stelle. Zwei LRR-Bastarde fallen in die Wolke, die von *R. lessonae* und LLR-Bastarden gebildet wird, und zwei LLR-Bastarde sind mit ihren Indexwerten zwischen den LRR-Bastarden und den *R. ridibunda* zu finden (vgl. Tab.12).

Ein weiterer LLR-Bastard liegt sogar außerhalb der durch die Versuchstiere vorgegebenen Wolke im extremen *ridibunda*-Bereich.

Auch die Diskrepanz zwischen morphologischen Werten und der Ausbildung des Albumins kann nur durch Introgressionseffekte im weiteren Sinne erklärt werden. Der triploide Chromosomensatz hat nicht auf alle Merkmalsausbildungen Einfluß, so sind z. B. die triploiden LLR-Bastarde in Bezug auf ihre morphologischen Merkmale LLR- oder zumindest RR-Tiere. Hier taucht wieder die Frage auf, welcher Formename für solche Frösche angemessen ist.

4.3.3 Kaulquappenwachstum

Das Wachstum von Grünfroschlarven nimmt im Normalfall nach einer kurzen Startphase einen linearen Verlauf (BINKERT, BORNER u. CHEN 1982). Die Entwicklungsdauer ist von der Wassertemperatur abhängig. So kann die Zeit bis zur Metamorphose von gewöhnlich drei Monaten durch höhere Temperaturen erheblich verkürzt werden.

Bei Wachstumsuntersuchungen mit Kaulquappen von zwei *R. esculenta*-Eltern konnte in der Regel ein gestörtes Wachstum beobachtet werden. Auch die "break-through-crosses" lagen in ihrem Gewicht ständig deutlich hinter den "normalen" Rückkreuzungshybriden (BINKERT, BORNER u. CHEN 1982).

Bei den Kreuzungsexperimenten zwischen zwei Bastarden zerfallen die Kaulquappen in zwei Gruppen. Die einen bleiben klein und wachsen schlecht (BERGER 1967; BERGER u. UZZELL 1977). Sie sterben meist vor der Metamorphose. Es sind diploide Frösche und zwar fast ausschließlich *ridibunda*-Phänotypen. Die anderen, zahlenmäßig weniger, sind groß, wachsen schneller und überleben die Metamorphose. Es handelt sich um triploide *R. esculenta* (BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980).

Die großen Kaulquappen sind selten, ihr Anteil liegt oft unter 1%. Sie schlüpfen aus großen Eiern und sind zu diesem Zeitpunkt schon größer als ihre Geschwister. Die Triploiden bei BERGER u. UZZELL (1977) metamorphosierten 15 Tage früher als die Diploiden und waren um die Hälfte größer. Bei BERGER (1977) waren die Triploiden beim Durchbruch der Vorderbeine zwar 13 mm größer, ihre Entwicklungszeit dauerte aber 10 Tage länger. Das Wachstum dieser Tiere, die als Vater einen *R. lessonae* hatten, variierte sehr stark.

BERGER (1979) vertritt die Meinung, daß das Wachstum der Larven nicht nur von der Größe der Eier abhängt, sondern auch von den "breeding conditions", dazu zählt er den crowding-Effekt und den Phänotyp des Vaters.

Die Größe der frühen Larvenstadien ist mit der Größe der Eier korreliert. Der Größenunterschied zwischen Fröschen, die aus kleinen und mittleren Eiern schlüpfen, verschwindet im Laufe der Entwicklung. Bei den Tieren aus großen Eiern wächst die Differenz zu den kleinen Geschwistern dagegen noch an (BERGER 1979).

4.3.3.1 Einzelaufzucht und Längenmessung

Um etwas über das Wachstum von *R. esculenta* in reinen Bastardpopulationen in Erfahrung zu bringen, wurden die Kaulquappen einzeln aufgezogen. Zum Vergleich wurden auch *ridibunda*- und *lessonae*-Larven im Verlauf ihrer Entwicklung vermessen. Diese stammten aus reinen Populationen der Elternarten.

Nachdem die Quappen geschlüpft waren, setzte ich sie in ca. einen halben Liter Wasser fassende Plexiglasgefäße. Darin befanden sich einige wenige Wasserpflanzen (*Elodea canadensis*, *Hottonia palustris*).

Die Aufzucht der Larven erfolgte nach derselben Methode wie bei den Kaulquappen in den 5l-Aquarien (vgl. 4.3.1.4).

Die Längenmessungen der Kaulquappen wurden einmal wöchentlich durchgeführt. Dazu schob ich ein Stück Millimeterpapier unter das Gefäß und drehte es derart, daß die Larve linienparallel stand.

Es wurde in der Regel die Kopf-Rumpf-Länge gemessen. Nach GÜNTHER 1978 hat *R. lessonae* einen relativ kürzeren Schwanz als *R. ridibunda*. Die Schwanzlänge ist mit der Kopf-Rumpf-Länge korreliert.

Wenn die Larven noch sehr klein sind, empfiehlt es sich die Gesamtlänge zu messen, da diese mit einem geringeren Fehler behaftet ist. So wurde in dem Fall, bei dem besonders die Entwicklung der Größe direkt nach dem Schlupf von Interesse war, die Gesamtlänge bestimmt. Hierbei wurden die Messungen möglichst oft, manchmal täglich, durchgeführt.

Zunächst versuchte ich, bei den heranwachsenden Kaulquappen auch die Zunahme des Gewichtes zu verfolgen. Es war aber zum einen nicht möglich, die jungen Larven ohne Schädigung zu wiegen, zum anderen war der Fehler durch anhaftendes Wasser zu groß.

Auch die Festlegung des Entwicklungsstadiums der Kaulquappe zum Zeitpunkt der Messung ließ sich am lebenden Tier nicht verwirklichen. Die Merkmale, festgelegt nach LIMBAUGH u. VOLPE (1957), können nur unter der Stereolupe beim toten Tier erkannt werden.

Nach der Metamorphose wurden die Frösche mit Äther abgetötet.

Durch Untersuchung der Erythrozytengröße und der Albumine konnte nun die Formenzugehörigkeit und die eventuelle Triploidie ermittelt werden. Es war ein Problem, daß sich erst nach Beendigung der Wachstumsmessungen herausstellte, um welche Art von Grünfrosch es sich handelte.

4.3.3.2 Wachstum der Elternartkaulquappen

Zur besseren Beurteilung der Wachstumsverhältnisse der *esculenta*-Kaulquappen sollen sie mit denen der Elternarten verglichen werden. Dafür zog ich je fünf Larven von *R. ridibunda* und *R. lessonae* auf und verfolgte deren Wachstum. Auch hier wurde die Zahl wiederum aus Naturschutzgründen möglichst klein gehalten. Die Seefrösche stammten aus der *ridibunda*-Population in der "Uniwildnis" in Bremen und die Kleinen Teichfrösche schlüpften aus Laich aus dem Kottenforst bei Bonn. Der *lessonae*-Laich war allerdings nicht frisch abgelegt, als ich ihn erhielt. Das Datum des Ablai chens konnte ich nur schätzen.

Der Laich benötigt bei Raumtemperatur 3-4 Tage, bis die Larven schlüpfen. Bei dem Laichdatum von *R. esculenta* und *R. ridibunda* handelt es sich um den Fundtag des Laiches im Freiland. Die Ablage erfolgte wahrscheinlich in der Nacht davor, so daß eventuell auch der Tag vorher der exakte Termin wäre.

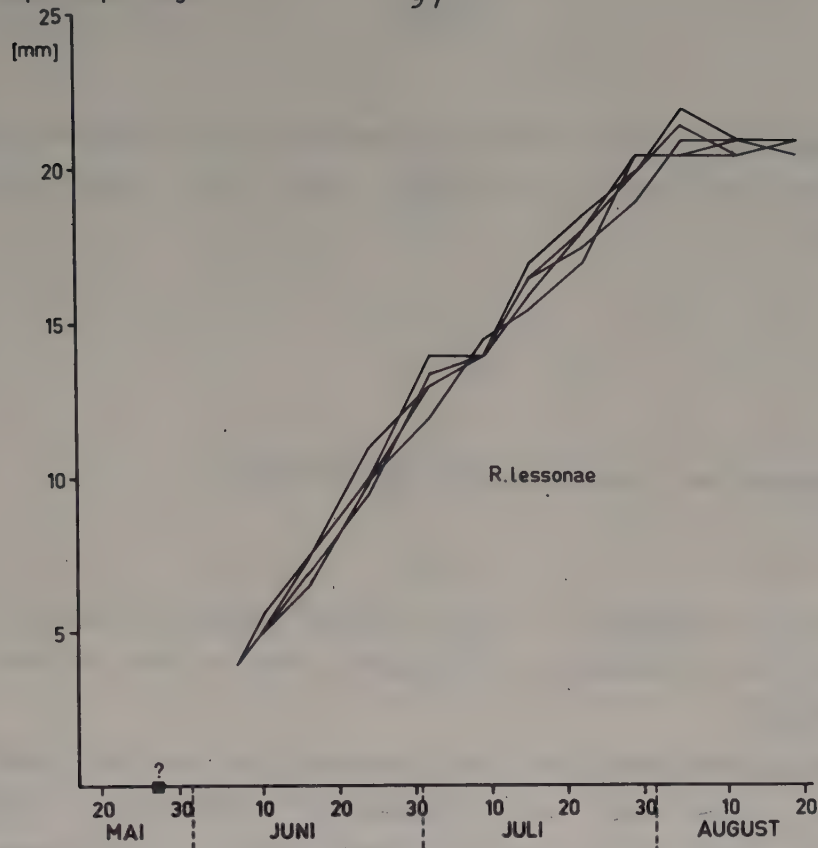
Es verstreicht ca. eine Woche, bis die Kaulquappen frei schwimmen. Dieser Zeitpunkt war der Beginn für die wöchentlichen Messungen.

Zu dieser Zeit sind die Kaulquappen des Seefrosches und des Kleinen Teichfrosches nahezu gleich groß. Die Kopf-Rumpf-Länge beträgt 4 - 5,5 mm.

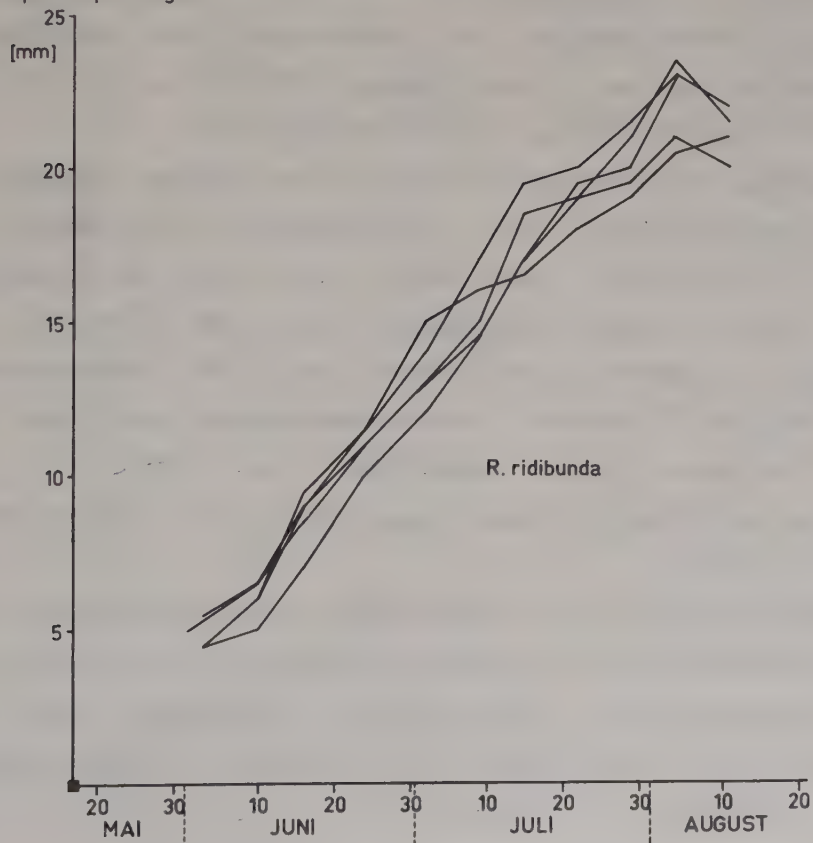
Bei beiden Arten setzt dann ein lineares Wachstum ein (Abb.24 u. 25). Dabei ist die Größenzunahme für beide identisch. Sie wachsen innerhalb von 10 Tagen 3-4 mm. Dies gilt natürlich nur für die Aufzucht bei gleichmäßiger Raumtemperatur (ca. 22°C.) im Labor. Im Freiland werden sich niedrige Wassertemperaturen selbstverständlich negativ im Wachstum bemerkbar machen.

Die Kaulquappen von *R. ridibunda* variieren in ihrem Wachstum stärker als die von *R. lessonae*. Andererseits sind die Schwankungen nicht so groß, als daß von einem negativ beeinflussten Wachstum für einzelne Tiere gesprochen werden könnte. Möglicherweise liegt dies darin begründet, daß *R. ridibunda* sehr spezielle Ansprüche an seine Umwelt stellt, und somit die künstlichen Aufzuchtbedingungen von ihm nicht uneingeschränkt akzeptiert werden.

Nach ca. zwei Monaten - entsprechend 2/3 der Zeit, die die Larven im Freiland benötigen - brechen die Vorderbeine durch, und die Tiere beginnen

Abb.24: Wachstum von *Rana lessonae*-Larven

■ Datum der Eiablage: unsicher, da der Laich beim Fund schon entwickelt war.

Abb.25: Wachstum von *Rana ridibunda*-Larven

■ Datum der Eiablage

mit dem Landgang. Die Kaulquappen haben dann eine Kopf-Rumpf-Länge von 20-25 mm. Bei der Metamorphose nimmt die Kopf-Rumpf-Länge geringfügig ab.

4.3.3.3 Wachstum der *Rana esculenta*-Kaulquappen

Da es sich bei *R. esculenta* um einen Bastard handelt, erstaunt es nicht, daß verbreitet im Larvenstadium Störungen auftreten, die oft zum Tode der Tiere führen.

Bei den Kreuzungsversuchen, die mit Bastarden durchgeführt wurden, die nicht in der Lage sind, mit ihresgleichen überwiegend *esculenta*-Nachkommen zu produzieren, ist eine große Zahl der Kaulquappen von diesen tödlichen Einflüssen betroffen.

Typische Entwicklungsstörungen sind Durchsichtigkeit (BERGER 1976), Vergrößerung der Lymphsäcke (BERGER u. UZZELL 1977), innere Blutungen, Ödeme und Mikrocephalie (TUNNER 1980). Besonders verbreitet sind außerdem Verwachsungen der Wirbelsäule, die gleichzeitig zu Schwimmstörungen bei der Larve führen (BERGER u. UZZELL 1977; TUNNER 1979, 1980; BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980).

In der Population von Lehnstedt fand ich nur wenige Exemplare, die Wachstumsstörungen zeigten. Drei von insgesamt 155 Fröschen waren durchsichtig. Verwachsungen traten neben dem bereits geschilderten Fall von Laich 7, bei dem viele Kaulquappen bereits bei Stadium 25 infolge Verwachsungen verendeten, noch dreimal auf. Die Verkrümmung der Wirbelsäule ließ nur kreisende Schwimmbewegungen zu. Zwei weitere Kaulquappen wirkten stark aufgetrieben, als hätte ihr Körper überproportional viel Wasser aufgenommen. Eine andere wiederum hatte nur ein Hinterbein angelegt.

Letztere konnte ansonsten die Metamorphose normal durchlaufen, während die anderen bereits im Larvenstadium starben. Es gab neben diesen einzelnen Kaulquappen mit offensichtlichen Schädigungen aber ca. ein Dutzend weiterer, die ebenfalls als Larve eingingen, an denen jedoch keine äußerlichen Schädigungen zu bemerken waren.

Tab.13: Kaulquappenwachstum in Abhängigkeit von der Eigröße.
Gemessen wurde die Gesamtlänge in mm.

		24.5.	25.5.	26.5.	27.5.	30.5.	31.5.	2.6.	3.6.	6.6.	7.6.	8.6.	10.6.	13.6.	15.6.	16.6.	20.6.	23.6.	24.6.	29.6.	4.7.	8.7.	11.7.	15.7.	18.7.	22.7.	25.7.	28.7.	1.8.
Lehnstedt (Laich 11), Eiablage 16.5.																													
Fi-Ø																													
1,7 mm	60	65	65	†																									
1,8 mm	65	66	70	†																									
1,9 mm	96	98	104	110	119	130	155	160	175	185	195	205	230	255	270	305	345	350	390	420	450	465	500	515	540	560	590	460	
1,9 mm	94	96	107	111	121	135	155	155	175	185	195	215	235	265	280	315	345	350	380	430	440	450	500	515	550	560	590	540	
2,0 mm	92	101	106	110	125	135	160	165	180	190	190	210	235	250	265	295	340	355	390	410	430	470	490	505	530	530	505	310	
2,1 mm	96	105	111	116	130	140	160	165	185	185	190	210	230	260	270	305	340	350	390	435	450	455	480	485	515	530	540	500	
Lehnstedt (Laich 12), Eiablage 20.5.																													
Fi-Ø																													
1,6 mm	--	--	62	64	72	82	90	95	105	105	105	110	110	†		180	200	230	240	285	310	340	360	370	†				
1,7 mm	--	--	67	72	81	90	99	104	130	135	135	145	165	180	185	200	230	240	285	310	340	360	370	†					
1,7 mm	--	--	63	72	81	90	91	95	105	105	†	180	200	235	255	260	305	330	345	375	430	450	480	510	525	545	550	495	200
2,1 mm	--	--	76	85	97	110	119	140	165	170	180	200	235	255	260	305	330	345	375	430	450	480	510	525	545	550	495	200	
Dudenser Moor (Laich D3), Eiablage 19.5.																													
Fi-Ø																													
1,7 mm	61	71	71	80	88	95	110	113	145	155	165	190	210	210	220	235	265	280	320	350	360	370	370	†					
1,7 mm	58	67	72	76	86	91	106	113	140	145	155	185	205	215	220	250	270	275	330	330	335	335	†						
1,8 mm	55	72	77	84	97	101	111	118	145	150	155	175	200	215	225	255	295	310	350	380	410	435	440	440	†				
2,3 mm	79	85	97	102	117	130	145	155	165	165	170	185	220	245	260	300	325	340	370	410	440	440	460	460	480	480	480	480	
2,4 mm	70	85	92	95	107	120	140	155	185	190	190	210	230	245	255	285	330	340	365	420	460	460	500	530	550	580	585	590	
2,4 mm	73	84	88	94	108	117	136	145	175	185	195	220	250	275	290	320	330	350	385	410	440	455	490	500	530	540	540	570	

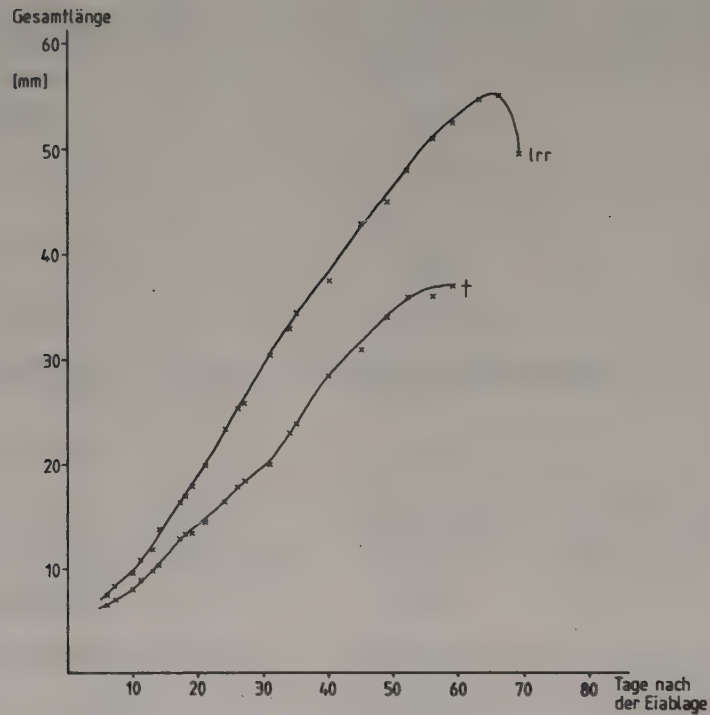


Abb.26: Vergleich des Wachstums von zwei Geschwisterlarven aus Eiern unterschiedlicher Größe (Fundort Lehnstedt).

Die große, gut wachsende Kaulquappe schlüpfte aus einem Ei mit 2,1 mm Durchmesser, die kleine, eingegangene aus einem Ei mit 1,7 mm Durchmesser.

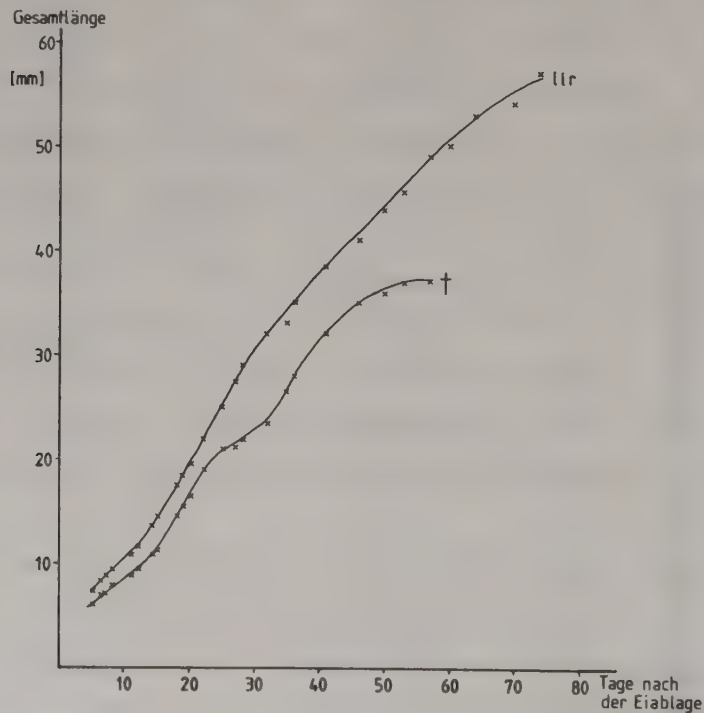


Abb.27: Vergleich des Wachstums von zwei Geschwisterlarven aus Eiern unterschiedlicher Größe (Fundort Dudenser Moor).

Die große, gut wachsende Kaulquappe schlüpfte aus einem Ei mit 2,4 mm Durchmesser; die kleine, eingegangene aus einem Ei mit 1,7 mm Durchmesser.

Leider kann ich über die Chromosomensätze dieser verendeten Larven keine Aussage machen. Oft handelt es sich um Tiere, die schon beim Schlupf deutlich kleiner sind als ihre Geschwister, dann aber zunächst mit einem normalen Wachstum beginnen. Oft erst nach 20-30 Tagen Entwicklung, die keine Unterschiede zu den Geschwistern zeigt, fängt das Wachstum an zu stocken, bis die Tiere schließlich gar nicht mehr wachsen und verenden (Abb.26). Diesen Umstand findet man nicht nur in der *esculenta*-, sondern auch in der *lessonae-esculenta*-Population (Abb.27).

Da die Identität der eingegangenen Kaulquappen nicht festgestellt werden konnte, müssen die Kurven in den Abbildungen unbenannt bleiben. Nur die triploiden Geschwister sind bekannt. Bei den Fröschen, die relativ früh absterben, handelt es sich wahrscheinlich um diploide Tiere, was man aus ihrer geringen Schlupfgröße folgern kann. Dabei kann keine Zuordnung derart gemacht werden, ob es sich um diploide *R. esculenta* oder aber um Angehörige der beiden Elternarten handelt.

Da es mir bisher nicht gelungen war, etwas über das Heranwachsen von diploiden *esculenta*-Larven zu erfahren, entnahm ich 1983 speziell die kleinen Eier aus dem gefundenen Laich, um die daraus schlüpfenden Kaulquappen einzeln aufzuziehen. Leider mußte ich dabei feststellen, daß alle Larven, die aus kleinen Eiern schlüpften, das Stadium der Metamorphose nicht erreichten. Diese Beobachtung war unabhängig davon, ob der Laich aus Lehnstedt oder aus der gemischten Population des Dudenser Moor stammte. Alle Kaulquappen aus Eiern, deren Durchmesser weniger als 1,8 mm betrug, starben während der Entwicklung (Tab.13). Alle diejenigen, deren Entwicklung über die Metamorphose hinausging, waren triploid.

Immer wieder sind es triploide *R. esculenta*, die sehr zahlreich auftreten und scheinbar ohne Probleme die Larvenentwicklung hinter sich bringen. Es existieren aber auch diploide Bastarde, die ihr Kaulquappenstadium normal und zügig durchleben, wie die Diploiden von Laich 9 und 10 beweisen (Tab.10). Leider gelang es mir nie, solche Frösche im Einzelversuch aufzuziehen.

Die Triploiden schlüpfen aus den großen Eiern. Dabei sind sie bereits größer als ihre diploiden Konkurrenten, denn die Schlupfgröße steht in direktem Zusammenhang mit der Eigröße (Tab.13). Diesen Vorsprung bezüglich der Körperlänge können die triploiden Kaulquappen behaupten (Abb.26 u. 27).

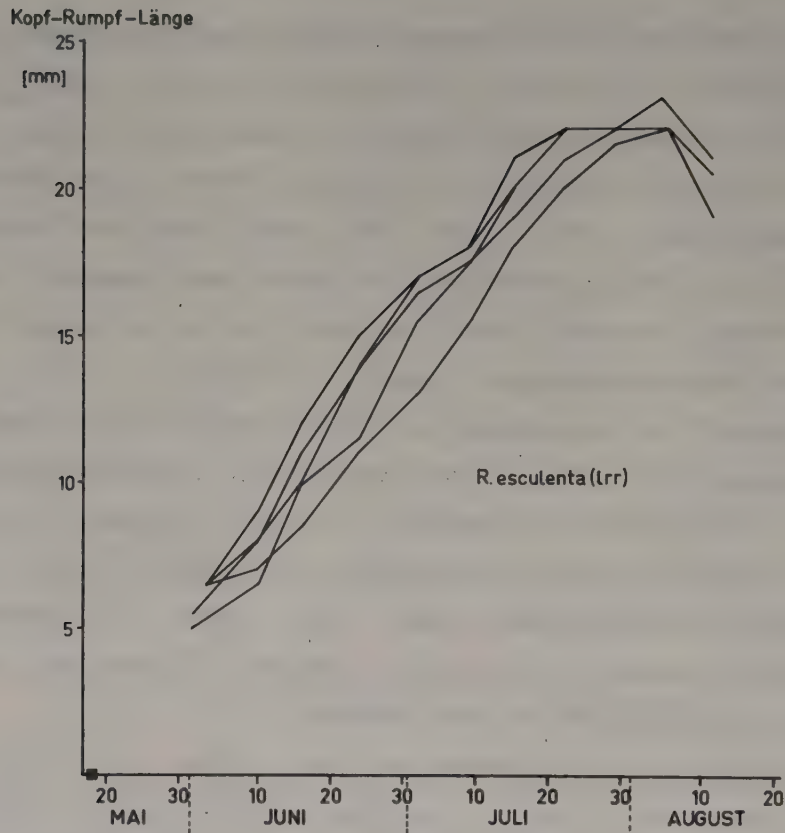


Abb.28: Wachstum von LRR-Triploiden (geschlüpft aus Laich 2)
■ Datum der Eiablage

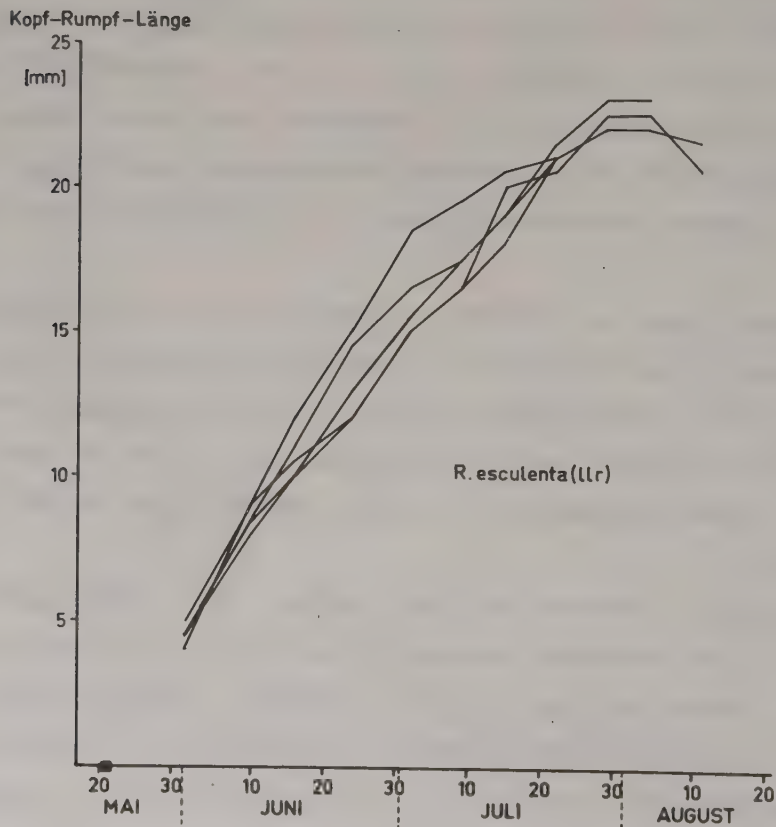


Abb.29: Wachstum von LLR-Triploiden (geschlüpft aus Laich 4)
■ Datum der Eiablage

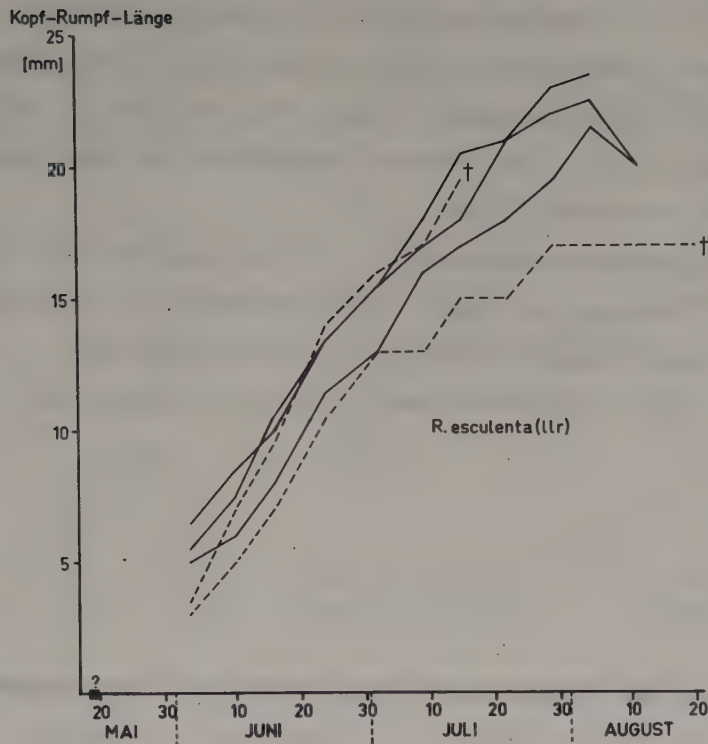


Abb.30: Wachstum von LLR-Triploiden (geschlüpft aus Laich 6)

■ Datum der Eiablage: unsicher, da der Laich beim Fund schon entwickelt war.

Identität der Larven mit der getrichelten Kurve unbekannt

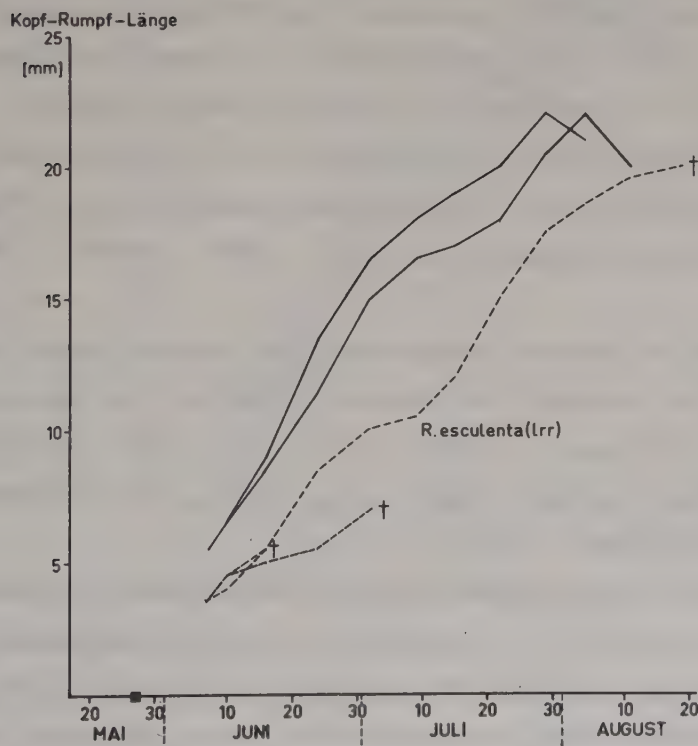


Abb.31: Wachstum von LRR-Triploiden (geschlüpft aus Laich 8)

■ Datum der Eiablage

Identität der Larven mit der gestrichelten Kurve unbekannt

Die Entwicklung der triploiden *esculenta*-Kaulquappen verläuft ebenso wie die ihrer Elternarten linear bis zu dem Zeitpunkt der Umwandlung (Abb.28-31). Dabei ist ihre Variationsbreite etwas höher als bei *R. ridibunda* und *R. lessonae*. Die von mir beobachtete Variabilität ist aber nicht so groß wie bei BERGERs Versuchen (1979).

Auch die Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. die Zunahme der Körperlänge, die sich in der Steigung der Kurve widerspiegelt, ist für triploide *R. esculenta* und Angehörige der beiden Elternarten identisch.

Zwischen LLR- und LRR-Bastarden ist kein Unterschied feststellbar (Abb.28-31).

4.3.3.4 Wachstum der Elternartnachkommen von *Rana esculenta*

Wie bereits erwähnt, tauchten zwischen den *esculenta*-Nachkommen einzelne Larven auf, die sich als Seefrösche oder Kleine Teichfrösche erwiesen.

Diese Kaulquappen scheinen auf genetischer Ebene oft so starke Störungen in sich zu bergen, daß eine normale Entwicklung nicht möglich ist. Bei BERGER (1967) waren alle Nachkommen der reinen Bastardkreuzung *R. ridibunda*. Von ihnen erreichten nur wenige die Metamorphose.

Bei TUNNER (1980) starben in einem Fall 11% der Larven bis zum ersten Schwanzknospenstadium. Beim zweiten Kreuzungsexperiment wiesen 60% der Kaulquappen Deformierungen auf und 30% starben während der Metamorphose.

Auch bei meinen Aufzuchten gingen von den Elternartlarven mehrere beim Landgang ein. Vier von acht *R. lessonae* schafften die Umwandlung nicht, und ein *R. ridibunda* (Laich 8 Nr.8) starb am Ende seiner Larvenentwicklung. Auch das Tier 9 von Laich 3, das Introgressionseffekte zeigte, verendete in diesem Alter.

Bei allen Elternartkaulquappen lag die Metamorphose relativ spät. Es handelte sich jeweils um besonders kleine Kaulquappen, die den Größenvorsprung der triploiden *R. esculenta* nicht aufholen konnten. Dabei scheinen die kleinen *ridibunda*-Larven aber keine Störungen im Wachstum

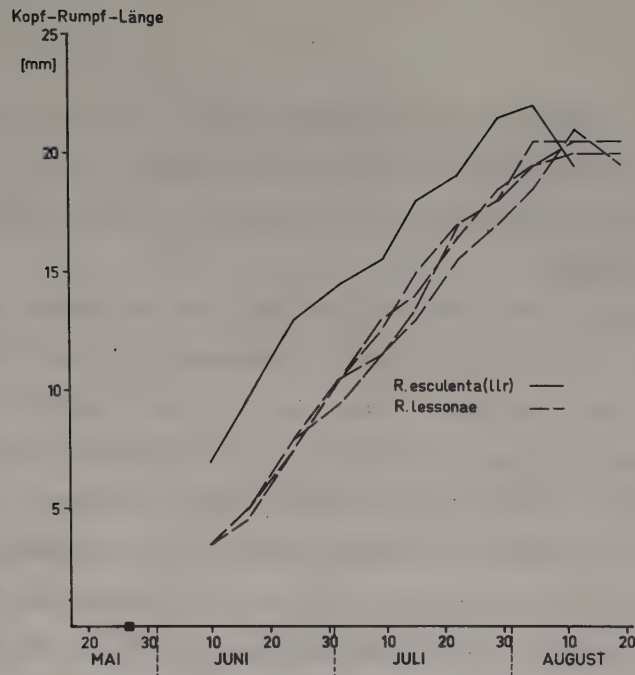


Abb.32: Wachstum von *Rana lessonae*-Larven, deren Eltern zwei *Rana esculenta* waren (Laich 7). Ihr Geschwister ist ein LLR-Triploider.

■ Datum der Eiablage

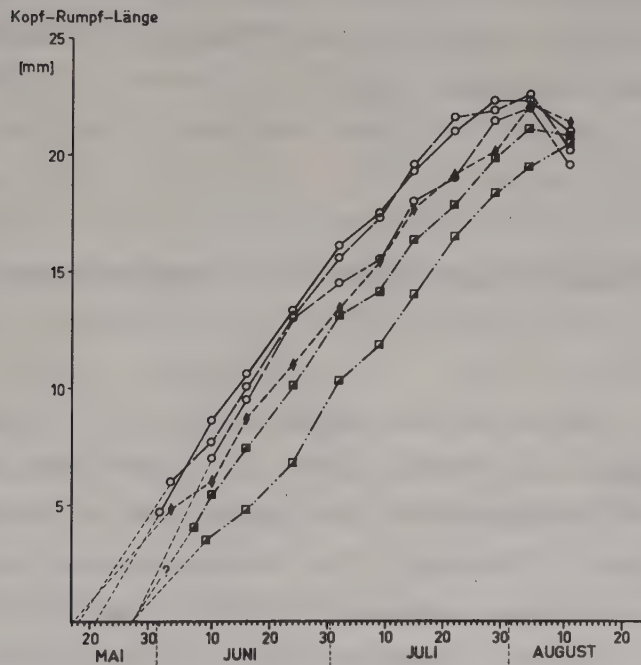


Abb.33: Vergleich der gemittelten Wachstumskurven

- | | | |
|-------------------------|-----------|--|
| ○ <i>Rana esculenta</i> | ————— | LLR |
| | - - - - - | LRR |
| | - . - . - | LLR (mit <i>lessonae</i> -Geschwistern
Laich 7) |
| ■ <i>Rana lessonae</i> | - . - . - | mit 2 <i>lessonae</i> -Eltern |
| | - - - - - | mit 2 <i>esculenta</i> -Eltern |
| ◆ <i>Rana ridibunda</i> | - - - - - | |

aufzuweisen.

Während die *ridibunda*-Kaulquappen nur bei den Versuchen zur Laichcharakterisierung auftraten, bei denen jeweils zehn Larven gemeinsam aufgezogen wurden, wuchsen vier *R. lessonae* mit *esculenta*-Eltern auch im Einzelversuch heran.

Diese Larven hatten ein Geschwister, der ein triploider LLR-Bastard war, und der ihnen durch seine fast doppelte Größe beim Schlupf an Körpergröße immer überlegen war. An Wachstumsgeschwindigkeit standen sie aber keineswegs zurück (Abb.32). Auch als die Metamorphose begann, war die Differenz in der Körpergröße nahezu erhalten geblieben. Zeitlich lag sie einige Tage hinter der Metamorphose des Triploiden zurück.

Abb.33 zeigt Wachstumskurven, bei denen alle Werte für Individuen, die zu derselben Form gehören, für einen Meßtag gemittelt wurden. Gestrichelte Linien führen zum Datum der Eiablage.

Es fällt auf, daß alle Wachstumsgeschwindigkeiten sehr ähnlich sind, und auch die Körpergröße, mit der die Tiere ihre Umwandlung durchmachen, fast identisch ist.

Die *lessonae*-Larven von *esculenta*-Eltern bleiben in der Größe hinter den anderen *R. lessonae* zurück, die zwei kleine Teichfrösche als Eltern hatten. Sie sind beim Schlupf etwas kleiner und wachsen in der frühen Entwicklungsphase nicht ganz so gut.

4.3.3.5 Größe beim Schlupf und bei der Metamorphose

Zur Größe der Kaulquappen beim Schlupf aus dem Ei wurden keine exakten Messungen vorgenommen. Es ist auch so klar ersichtlich, daß die triploiden *esculenta*-Larven zu diesem Zeitpunkt größer sind als die Nachkommen von *R. ridibunda* und *R. lessonae*. Der Größenvorsprung besteht auch noch zum Zeitpunkt des Freischwimmens. Die Kopf-Rumpf-Länge der triploiden *R. esculenta* mißt dann ungefähr einen Millimeter mehr als bei den Elternarten.

Dies hängt sicher ursächlich mit den großen Eiern zusammen, aus denen sich die Triploiden entwickeln (Tab.13). Zwischen den beiden Typen von triploiden Teichfröschen läßt sich bei der Schlupfgröße kein Unterschied

bemerken.

Besonders groß aber war der LLR-Bastard von Laich 7, der als Geschwister nur *R. lessonae* besaß. Obwohl der Laich mehrere Tage später abgelegt worden war als der, aus dem die anderen Triploiden schlüpften, holte er sie an Körpergröße fast ein (Abb.33). Seine *lessonae*-Geschwister hingegen, die sich als Nachkommen von *esculenta*-Eltern entwickelten, waren beim Schlupf und beim Freischwimmen deutlich kleiner als die anderen Kleinen Teichfrösche.

Leider fehlt ein Vergleich der Schlupfgröße von triploiden mit diploiden *R. esculenta*. Man muß davon ausgehen, daß die Diploiden ungefähr den Elternarten entsprechen, da beide aus Eiern mit annähernd gleichem Durchmesser schlüpfen.

Während des Wachstums bleiben alle Größenunterschiede ungefähr erhalten. Zum Zeitpunkt der Metamorphose nähern sich die Kopf-Rumpf-Längen einander an (Abb.33). Dabei geht im Zuge der Umgestaltung des Körpers auch eine Verminderung der Kopf-Rumpf-Länge einher. Trotzdem bleiben Unterschiede zwischen den Phänotypen bestehen (Tab.14).

Die Längeneinbußen waren bei den Triploiden, die kurz vor der Metamorphose noch deutlich größer waren, besonders stark (Abb.33). Nachdem der Schwanz reduziert ist, sind die LLR- und LRR-Bastarde nur wenig größer als die *R. ridibunda* und sogar kleiner als die *R. lessonae*.

Für die Größen nach der Umwandlung liegen auch Werte für sieben diploide Teichfrösche vor. Diese sind nach dem Landgang relativ klein. Der Unterschied zu den Triploiden beträgt weniger als einen Millimeter.

Deutlich klein sind hingegen die Angehörigen der Elternarten, die aus Bastardkreuzungen entstanden sind. Ihre Kopf-Rumpf-Länge ist ca. 2-3 mm geringer als bei den Nachkommen aus reinen Elternartpopulationen. Allerdings konnten nur drei *ridibunda*-Tiere mit *esculenta*-Eltern herangezogen werden. Bei allen anderen konnte ich Introgressionseffekte nachweisen, so daß ihre Werte für diese Aufstellung entfallen. Andererseits kann man natürlich bei keinem Tier ausschließen, daß es Introgressionen in sich birgt, denn es wurden ja nur wenige Genloci untersucht.

Daß die *R. ridibunda* nach der Metamorphose kleiner als die *lessonae*-Individuen sind, liegt möglicherweise in den relativ hohen ökologischen Ansprüchen dieser Art begründet. Diese konnten eventuell mit meiner Aufzuchtmethode nicht völlig erfüllt werden.

An dieser Stelle ist zu erwähnen, daß die Aufzuchtverhältnisse aus

praktischen Erwägungen heraus eine bestimmte Beckengröße nicht überschreiten konnten. Dadurch konnte es vielleicht nicht zur Ausbildung der maximalen Körpergröße kommen. Andererseits sind die erhobenen Daten doch wertvoll, da sie im direkten Vergleich gebraucht werden. Ein Vergleich mit Daten, die unter anderen Umständen erhoben wurden, wäre sicher problematisch.

Tab.14: Kopf-Rumpf-Länge nach der Metamorphose

			<i>esc.</i> -Elt.	
	KRL (cm)	N	KRL (cm)	N
rid	1,99	15	1,74	3
les	2,09	15	1,87	13
LRR	2,02	66		
LLR	2,05	24		
LR	1,96	7		

4.3.4 Prozentualer Triploidenanteil

Triploide treten bei Wirbeltieren selten auf. Wenn man sie findet, ist es als ein Hinweis auf einen Hybridcharakter zu werten (GÜNTHER 1979). Bei Fischen sind die Gattungen *Poeciliopsis* und *Poecilia*, bei den Salamandern *Ambystoma* und bei den Eidechsen *Cnemidophorus* und *Lacerta* zu nennen. Hier ist die Triploidie in der Regel mit Unisexualität verbunden. Dies ist bei *R. esculenta* nicht der Fall, es gibt sowohl männliche als auch weibliche Triploide.

Die Triploiden leben in den unterschiedlichsten Populationsstrukturen. In den gemischten *lessonae-esculenta*- und den *ridibunda-esculenta*-Populationen, wo der Triploidenanteil unter den Bastarden bis zu 40% betragen kann, ist bisher über eine Funktion der Triploiden nichts bekannt. Anders ist das in den reinen *esculenta*-Populationen, bei denen man davon ausgeht, daß die besonders häufigen LLR-Bastarde praktisch die Elternart *R. lessonae* ersetzen, indem sie hauptsächlich L-Gameten produzieren. Das würde erklären, warum Triploide in diesen Populationen besonders häufig (bis 80%) sind. GÜNTHER (1975b) spricht von einer Korrelation zwischen steigendem *esculenta*-Anteil und der Häufigkeit der Triploiden.

Dies kann allerdings nur mit Ausnahmen gelten, da auch *esculenta*-Populationen mit nur 20% Triploiden existieren (GÜNTHER 1975b). Zur Erklärung wird angegeben, daß die ökologischen Gegebenheiten auch eine Rolle spielen und den Triploiden nur bisweilen Selektionsvorteile bieten (GÜNTHER 1975b).

Für die von mir ausgewählte Population ist weder für diploide noch für triploide *R. esculenta* ein Vorteil gegeben, da sie bei den adulten Tieren jeweils mit 50% angetroffen werden (EIKHORST 1980, 1981). Ich gehe davon aus, daß dieser prozentuale Triploidenanteil nahezu konstant ist.

Bisher sind alle Untersuchungen über die Anwesenheit von Triploiden an ausgewachsenen Tieren vorgenommen worden, bzw. einige wenige juvenile - meist wohl 1-2 jährige - waren darunter. Es gibt also keine Daten über die Entwicklung des prozentualen Triploidenanteils von Laich zum adulten Teichfrosch.

Bei der Betrachtung meiner Darstellungen fällt auf, daß zum einen die großen Eier, aus denen triploide Frösche schlüpfen, sehr häufig sind, und andererseits unter den Versuchskaulquappen der Anteil der Triploiden weit

größer als 50% ist. Offenbar nimmt dieser Anteil im Laufe der Entwicklung ab.

4.3.4.1 Eigröße und Triploidie

Zunächst taucht die Frage auf, wie groß der Anteil der diploiden Eier ist, aus denen nach der Befruchtung mit haploiden Gameten triploide *R. esculenta* schlüpfen. Andererseits können aber auch Triploide aus haploiden Eiern durch Vereinigung mit diploiden Spermien entstehen (GÜNTHER 1982). Dies ist allerdings nicht so häufig, vermutlich weil die diploiden Samenzellen in ihren Bewegungsmöglichkeiten eingeschränkt sind. Zahlenangaben, über die Häufigkeit diploider männlicher Gameten und die Höhe des Befruchtungserfolges liegen leider noch nicht vor.

Bei den Eiern bekommt man anhand der Größe einen Hinweis, wieviele von ihnen einen doppelten Chromosomensatz in sich bergen. Eine Trennung zwischen haploid und diploid ohne Überschneidung gibt es nicht, vermutlich hauptsächlich dadurch bedingt, daß Weibchen unterschiedlich große Eier in Abhängigkeit von ihrer Körpergröße legen (BERGER u. UZZELL 1980).

Die Grenze liegt bei ungefähr 1,5 mm Durchmesser. Aus Eiern dieser Größe schlüpfen sowohl diploide als auch triploide Tiere. Manchmal entwickeln sich aber auch schon aus Eiern mit einem Durchmesser von 1,4 mm triploide Teichfrösche (BERGER 1979; BERGER, ROGUSKI u. UZZELL 1978).

Daß dies nur ein Richtwert sein kann, zeigt Laich 10 aus Lehnstedt. Er enthielt praktisch nur Eier, die deutlich größer als 1,5 mm waren, und trotzdem ergab die Stichprobe der daraus aufgezogenen Kaulquappen, daß alle Schlüpflinge diploid waren (Tab.10).

Aber auch für die Population von Lehnstedt scheint der Richtwert 1,5 mm als Trennung seine Bedeutung zu haben. In Tab.15 wird für fünf Laichballen die Zahl der Eier, die kleiner oder genau 1,5 mm sind, mit der Zahl der Diploiden verglichen, die in der aufgezogenen Stichprobe vertreten waren. Problematisch dabei ist, wie man die Tiere, die sich nur in einigen Merkmalen als triploid erweisen, behandelt. Dies trat bei Laich 1 und 2

auf.

Wegen der guten Übereinstimmung der Werte kann man davon ausgehen, daß meist aus Eiern von 1,5 mm Durchmesser diploide Exemplare schlüpfen.

Das bedeutet auf die Gesamtzahl der untersuchten Eier aus der Population aus Lehnstedt, daß nur ungefähr 724 von insgesamt 2254 Eiern (32,1%) haploid sind.

Dies ist allerdings kein Wert für das Verhältnis von diploiden und triploiden Eiern, aus denen *R. esculenta* schlüpfen. Dieses Verhältnis ist sicher noch zugunsten der Triploiden verschoben, denn haploide Eier können ja noch durch diploide Spermien zu triploiden Zygoten werden.

Außerdem sind wesentliche Teile der Diploiden Angehörige der Elternarten. Schätzungsweise sind 50-70% (nach Tab.10) der Diploiden entweder *R. ridibunda* oder *R. lessonae*. Dieser Prozentsatz ist abhängig davon, wie man die Tiere mit teilweiser Triploidie zu beurteilen hat. Man weiß nicht, ob sie sich aus kleinen oder großen Eiern entwickeln.

Abschätzend machen Eier, aus denen diploide *R. esculenta* schlüpfen, nur einen Anteil von 5-10% aus, während Eier, aus denen sich triploide Teichfrösche entwickeln, mit ca. 70% vertreten sind.

Tab.15: Vergleich zwischen dem Anteil an kleinen Eiern und der Anzahl der diploiden Schlüpflinge

	Eier kleiner (bis) 1,5 mm	diploid bei Schlupf
Laich 1	19%	20-30%
Laich 2	15%	20-30%
Laich 3	19%	10%
Laich 4	5%	0%
Laich 7	88%	90%

4.3.4.2 Triploidie der Kaulquappen

Für die Feststellung des Triploidenanteiles bei den Kaulquappen in einer reinen *esculenta*-Population fing ich in Lehnstedt Larven unterschiedlicher Größe. Wie bereits erwähnt, war es leider nicht möglich, die Kaulquappen sofort zu untersuchen, sondern sie mußten erst bis zur Metamorphose aufgezogen werden. Die Hälterung entspricht der bereits beschriebenen Methode in 5l fassenden Aquarien (vgl. 4.3.1.3). Nach dem Abtöten der metamorphosierten Frösche wurden die Erythrozyten untersucht und auf dieser Grundlage entschieden, ob es sich um triploide *R. esculenta* handelt. Bei der Interpretation dieser Ergebnisse muß man bedenken, daß Erythrozyten bei im Labor aufgezogenen Kaulquappen manchmal zu klein sein sollen (BERGER 1979), so daß man triploide Exemplare für diploid hält.

Die gefangenen Larven wurden von mir anhand ihrer Kopf-Rumpf-Länge in vier Größenklassen eingeteilt. Leider gelang es nicht, die kleinsten Kaulquappen mit einer Kopf-Rumpf-Länge unter 5 mm zur Untersuchung ins Labor zu bringen, da sie den Transport nicht überlebten. Deshalb verwende ich zur Ermittlung dieser Daten den eingesammelten Laich, bzw. die vorliegenden Untersuchungen der hieraus geschlüpften Larven. Dabei gehen ich davon aus, daß im Freiland dieselben Kaulquappen wie im Labor schlüpfen würden.

Der Fehler, der durch während der Entwicklung sterbende Kaulquappen entsteht, ist bei diesen Larven am größten. Aber auch von den bereits größer gefangenen Kaulquappen erreichten leider nicht alle die Metamorphose.

Außerdem ist es auch wiederum möglich, daß sich Triploide bei einer weiteren Untersuchung nur in Bezug auf die Ausbildung der Roten Blutkörperchen als triploid erweisen. Die Angabe "triploid" bezieht sich also ganz korrekt gesehen bei den gefangenen Kaulquappen nur auf die Erythrozytengröße. Dabei wird aber die sehr wahrscheinliche Annahme gemacht, daß der Frosch in allen Merkmalen triploid ist.

4.3.4.2.1 Triploidie bei frischgeschlüpften Kaulquappen

Für die Ermittlung des Triploidenanteils direkt nach dem Schlupf ziehe ich die Daten heran, die ich bei der Laichcharakterisierung ermittelt hatte (Tab.10).

Diese Tiere sind im Labor geschlüpft, und das muß natürlich nicht mit den Gegebenheiten identisch sein, die man draußen im Gewässer vorfindet. Ich bin allerdings der Meinung, daß die so ermittelten Werte ohne Einschränkungen das wiedergeben, was sich im Freiland abspielt. Weder beim Transport noch bei der anschließenden Hälterung des Laichs traten durch die künstlichen Bedingungen Ausfälle bei befruchteten Eiern auf. Andererseits gehe ich nicht davon, daß im Freiland irgendeine Art von Eiern überproportional nicht zur Entwicklung kommt. Geschähe dies durch genetische Einflüsse, würden diese auch im Labor auftreten, und daß bestimmte Eier von Laichräubern bevorzugt werden, ist unvorstellbar. Es bliebe nur der abweichende Wasserchemismus, auf den die Eier unterschiedlich reagieren könnten.

Es war ja bereits bei den Aufzuchtversuchen aufgefallen, daß die Triploiden den überwiegenden Anteil stellen, und das diploide Teichfrösche extrem selten auftreten. Nimmt man die Werte von der Aufzucht zur Laichcharakterisierung so kommen auf 72 triploide nur 7 *R. esculenta* mit dem normalen doppelten Chromosomensatz. Das bedeutet, 90% der Teichfrösche sind triploid. Nimmt man die Tiere aus der Einzelaufzucht noch mit hinzu, steigt das Verhältnis sogar auf 92:8.

Tiere mit nachgewiesener Introgression wurden bei dieser Betrachtung nicht berücksichtigt und auch nicht die "Teiltriploiden".

Daneben findet sich noch eine nicht zu vernachlässigende Anzahl von Seefröschen und Kleinen Teichfröschen. Ich gehe davon aus, daß sie auch im Freiland schlüpfen, und daß ich bei den draußen gefangenen kleinen Kaulquappen mit einer Kopf-Rumpf-Länge unter 5 mm Angehörige der Elternarten gefunden hätte.

Der Wert von über 90% Triploiden unter den frischgeschlüpften *R. esculenta* entspricht dem Wert, den ich als Schätzung für den Laich erhalten hatte (5-10% : 70%). Dabei hatte ich die diploiden *R. ridibunda* und *R. lessonae* schon abgezogen. Eine schwer abschätzbare Größe ist das Auftreten und die Befruchtungsfähigkeit diploider Spermien.

Dies bedeutet, daß es weder für diploide noch für triploide Teichfrösche während der Entwicklung im Ei einen Vorteil gibt, da sich ihr Verhältnis zueinander nicht verschiebt.

Diese Betrachtung geht davon aus, daß kleine und große Eier gleich gut befruchtet werden, denn bei der Abschätzung der Zahl der haploiden Eier wurden sowohl befruchtete als auch unbefruchtete eingerechnet.

4.3.4.2.2 Triploidie bei heranwachsenden Kaulquappen

Nach dem Fang in Lehnstedt wurden die Kaulquappen in Größenklassen eingeteilt. Die gleichen Kategorien wurden auch bei der Untersuchung der Introgression benutzt (vgl. 4.3.1.4). Es handelt sich auch um dieselben Fänglinge, die nun unter dem Aspekt der Triploidie betrachtet werden sollen. Es waren 44 Larven: 14 große (KRL über 25 mm), 12 mittlere (15-25 mm KRL) und 18 kleine (5-15 mm KRL).

Da die Kaulquappen mittlerer Größe einen ungewöhnlich hohen Anteil an Triploiden zeigten, und andererseits diese Stichprobe besonders klein war, fing ich im nächsten Jahr noch einmal 11 Larven mittlerer Größe. Außerdem gingen 4 weitere große Kaulquappen in diesem Jahr mit ins Netz.

Es zeigte sich, daß der Anteil der Triploiden bei diesen Kaulquappen unter 50% lag (Abb.34). Angehörige der Elternarten konnten nicht mehr nachgewiesen werden.

Erstaunlicherweise hat zwischen den Schlüpflingen und den kleinen Kaulquappen (KRL 5-15 mm) eine enorme Verschiebung des Verhältnisses zugunsten der diploiden Teichfrösche stattgefunden. Sie stellen in diesem Entwicklungsstadium plötzlich über 70% der Individuen. Dann mit dem Heranwachsen der Kaulquappen fällt ihr Anteil wieder langsam (Abb.34). Er nähert sich dem Wert von 50% an, den ich für die Adulte ermittelte (EIKHORST 1980, 1981).

Zwischen dem Entwicklungsstadium der großen Kaulquappen und den adulten Fröschen liegt natürlich noch eine Zeitspanne von mehreren Jahren. Da aber hier keine deutlichen Verschiebungen mehr im Verhältnis zwischen

diploiden und triploiden Teichfröschen zu erwarten sind, wurde aus Naturschutzgründen auf eine Untersuchung von frisch metamorphosierten und juvenilen Fröschen verzichtet. Bei den kleinen Fröschen wäre eine Tötung unumgänglich gewesen.

Aufgrund der Albuminuntersuchungen unter Berücksichtigung des Gen-Dosis-Effektes zeichnete sich auch noch eine starke Verschiebung innerhalb der Triploiden ab, nämlich im Verhältnis LLR- zu LRR-Bastarde. Bei der Auswertung der Daten über die Schlüpflinge von 12 Laichballen der Lehnstedter Population (Tab.10) ergibt sich für die LRR-Teichfrösche ein dreifaches Übergewicht gegenüber den LLR-Tieren. Unter den Kaulquappen konnte ich aber bei 22 Triploiden nur noch einen LRR-Bastard finden. Das häufige Auftreten von LLR-Bastarden in reinen *esculenta*-Populationen ist eine bekannte Tatsache (GÜNTHER 1982) und auch durch ihre wichtige Funktion zu erklären, da diese Triploiden praktisch durch die Produktion von L-Gameten die Elternart *R. lessonae* ersetzen.

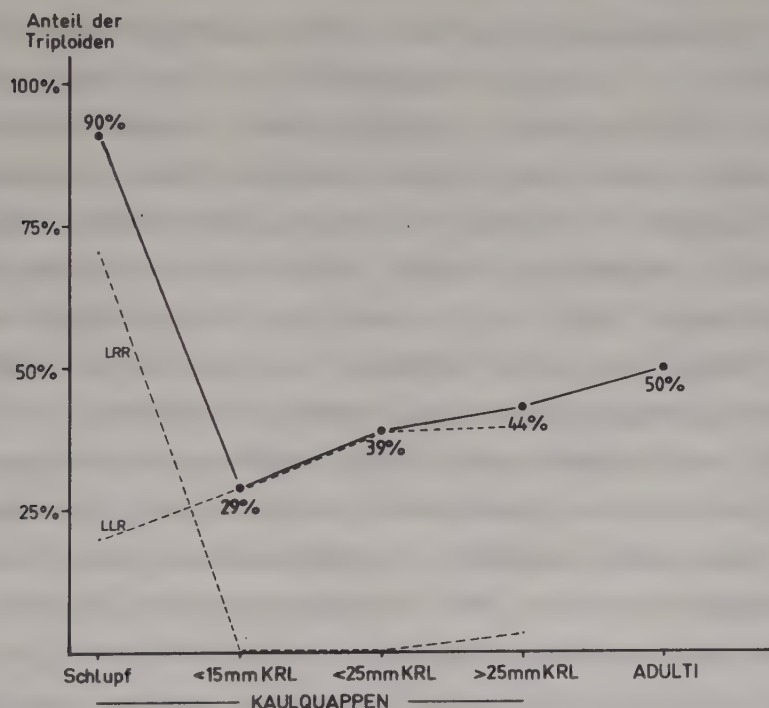


Abb.34: Die Entwicklung des Triploidenanteils in der *esculenta*-Population unter besonderer Berücksichtigung der Kaulquappenentwicklung.

Durchgezogene Linie : Summenkurve der LLR- und LRR-triploiden *R. esculenta*.

Werte für die Adulti aus EIKHORST 1980 u. 1981

5 Diskussion

5.1 Verbreitung und Entstehung von reinen *Rana esculenta*-Populationen

Meine Untersuchungen zur Verbreitung der Grünfrösche beziehen sich auf die Bundesländer Niedersachsen und Bremen. Die Abgrenzung des Bearbeitungsgebietes erfolgte zuerst in Anlehnung an politische Begebenheiten und ist somit kein Naturraum, dessen Grenzen eine Bedeutung für die Grünfrösche haben könnten.

Innerhalb Niedersachsens findet man für beide Elternarten Verbreitungsgrenzen. *R. ridibunda* dringt wahrscheinlich nicht mehr oder zumindest nur vereinzelt nach Schleswig-Holstein vor. Bei den wenigen dort nachgewiesenen Tieren handelt es sich vielleicht um nicht autochthone Bestände. An der Elbe bei Hamburg findet man die letzten Vorposten des Seefrosches (HAMANN 1981).

Neben der Verbreitungsgrenze für den Seefrosch existiert in Niedersachsen auch eine für *R. lessonae*. Nordwestlich der Linie Wendland - Dümmer sind bisher keine Nachweise erbracht worden. Ebenso wie beim Seefrosch sind für diese Grenze keine augenscheinlichen Gründe vorhanden. Biotope, die die Ansprüche des Kleinen Teichfrosches befriedigen sollten, sind auch in den nicht besiedelten Teilen Niedersachsens vorhanden. Auch in Schleswig-Holstein gibt es Gebiete, die oberflächlich betrachtet die Ansprüche beider Elternarten erfüllen. Trotzdem kommen beide nicht vor. Eine Erklärungsmöglichkeit wären klimatische Einflüsse, die eine weitere Ausbreitung von Seefrosch und Kleinem Teichfrosch verhindern.

Vielleicht sind es diese Grenzzonen, die dazu geführt haben, daß wir in unserem Raum eine besondere Zusammensetzung der Populationen des Grünfroschkomplexes haben. Nur hier treten gehäuft Triploide auf und man findet reine *esculenta*-Populationen.

In Bezug auf die Grünfrösche bilden der Norden der Bundesrepublik Deutschland und die DDR eine Einheit. Auch in der DDR fehlen der Seefrosch und der Kleine Teichfrosch über weite Strecken in den Nordbezirken, obwohl z. B. größere Gewässer, der bevorzugte Lebensraum von *R. ridibunda*, vorhanden sind (GÜNTHER 1974). Auch hier sind keine Gründe für das Nichtbesiedeln dieser Gebiete ersichtlich.

Inwieweit man ähnliche Bedingungen und die damit verbundenen Populationsstrukturen auch in den Niederlanden und Polen antrifft, ist leider nicht ausreichend erforscht. Aufgrund der Verteilung der Populationen in Niedersachsen und der DDR kann man vermuten, daß zumindest Teile dieser beiden Länder ebenfalls ähnliche, vergleichbare Strukturen aufweisen sollten. Auch Teile Dänemarks und Südschwedens könnten eventuell mit einbezogen werden.

Dies sind die ungefähren Grenzen, innerhalb derer es bei den Grünfröschen zu neuen Fortpflanzungsstrategien kommt. Als "normal" und ursprünglich stuft ich dabei die *lessonae-esculenta*-Population ein. Sie ist im südlichen Mitteleuropa durchweg die Form, in der der Bastard mit einer Elternart zusammenlebt. Durch die Hybridogenese, und in diesem Fall meint das, die ausschließliche Vererbung von *ridibunda*-Chromosomensätzen, ist es *R. esculenta* nur möglich mit *R. lessonae* zusammenzuleben. In die Biotope von *R. ridibunda* könnte der Bastard durch seine ökologische Anpassungsfähigkeit eindringen. Er tut es aber nicht, weil eine Vermehrung seines Genotypes hier unmöglich ist. Das stabile System - das Nebeneinander von *lessonae-esculenta*- und reinen *ridibunda*-Populationen - gerät an der Nordgrenze der Elternartverbreitungen ins Wanken. Hier tauchen plötzlich drei neue Populationsstrukturen mit einer Beteiligung von *R. esculenta* auf, die aus dem übrigen Verbreitungsgebiet der mitteleuropäischen Grünfrösche nicht bekannt sind (EIKHORST 1982).

R. esculenta lebt dort auch häufig mit seiner anderen Elternart *R. ridibunda* zusammen. Es lassen sich zwei unterschiedliche Populationsformen unterscheiden. Einmal findet man nur männliche Teichfrösche, die offensichtlich in der Lage sind durch eine Umkehrung der Hybridogenese, d. h. durch eine Vererbung des *lessonae*-Chromosomensatzes, mit den Seefröschen zumindest männliche Bastardnachkommen zu haben. Die weiblichen Nachkommen aus den Paarungen der *esculenta*-Männchen mit *ridibunda*-Weibchen sind Seefrösche. Das Bastardmännchen vererbt demnach an die männlichen Nachkommen den *lessonae*- und an die weiblichen den *ridibunda*-Chromosomensatz. In dieser *esculenta*-Männchen-*ridibunda*-Population befindet sich das männchendeterminierende Chromosom auf dem *lessonae*- und nicht auf dem *ridibunda*-Satz. So kommt es zu dieser Unisexualität bei den unterschiedlichen Phänotypen. Dieses ist bei einer "normalen" Hybridogenese nicht anders zu erwarten.

In der zweiten Form von *esculenta-ridibunda*-Populationen findet man sowohl weibliche als auch männliche Hybriden. Über diese Populationstruktur ist sehr wenig bekannt. Wahrscheinlich kommt es dort ebenfalls zu Verschiebungen im Geschlechterverhältnis, wenn die *esculenta*-Männchen sich mit *ridibunda*-Weibchen paaren. Aber bei der umgekehrten Paarung (*esculenta*-Weibchen x *ridibunda*-Männchen) ist das Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen ausgeglichen. Auf den ersten Blick sind zwischen diesen beiden Populationstypen keine entscheidenden Unterschiede zu bemerken.

Ich werte diesen Typ aber als eine Übergangsstufe zur reinen *esculenta*-Population. Waren die *esculenta*-Männchen in der *esculenta-ridibunda*-Population noch zahlenmäßig wenige, so sind sie hier den Seefröschen zahlenmäßig überlegen. Außerdem finden sich in diesen Populationen auch triploide Teichfrösche. Von diploiden *esculenta*-Weibchen konnte nachgewiesen werden, daß sie diploide LR-Gameten produzieren, und auch die triploiden Bastardweibchen legen wiederum teilweise LR-Eier (GÜNTHER 1982). Es wurde leider bisher nicht untersucht, ob Bastardpaarungen in diesen Populationen bereits erfolgreich sind, in dem Sinne, daß es sich bei einem Großteil der Nachkommen um entwicklungsfähige diploide und triploide Teichfrösche handelt.

Die reine *esculenta*-Population kann man als Endstufe betrachten, die sich aus dem *ridibunda-esculenta*-System entwickelt. Andererseits ist nicht auszuschließen, daß erst die *esculenta*-Population mit ihren Triploiden ein Zusammenleben in der vorliegenden Form des *ridibunda-esculenta*-Systems möglich gemacht hat. D. h. Teichfrösche aus reinen *esculenta*-Populationen sind in die Lebensräume der Seefrösche eingedrungen.

Eine Bestätigung dieser umgekehrten Betrachtungsweise sehe ich in der Tatsache, daß ebenfalls verbreitet *lessonae-esculenta*-Populationen vorkommen, die triploide Bastarde in sich bergen. Das konnte sowohl GÜNTHER (1975b) bei mehreren solcher Systeme in der DDR zeigen, und auch ich fand bei der gemischten Population im Dudenser Moor bei den Schlüpflingen zahlreiche Triploide. Diese Population und auch eine der von GÜNTHER untersuchten haben einen Überschuß an *lessonae*-Individuen. Eine Notwendigkeit für ein Auftreten der Triploiden bei den Paarungen in diesem System ist nicht ersichtlich. Nun muß natürlich nicht unbedingt eine "Aufgabe" bei der Fortpflanzung das Auftreten von Triploiden beeinflussen, sondern es wäre auch möglich, daß sie bei bestimmten ökologischen

Verhältnissen Selektionsvorteile erfahren. Dagegen spricht, daß sie in den geographisch unterschiedlichsten Gewässern zu finden sind, die in ihrem ökologischen Charakter stark voneinander abweichen (GÜNTHER 1975b).

In Niedersachsen existieren mindestens vier verschiedene Grünfrosch-Populationsformen (eine davon ohne *R. esculenta*). Überall, wo *R. lessonae* lebt, bildet er zusammen mit dem Bastard gemischte *lessonae-esculenta*-Populationen. Das Zahlenverhältnis der beiden Grünfroschformen zueinander ist dabei recht unterschiedlich. Sowohl von der Elbe, als auch aus dem Harzvorland (MEINEKE 1980) sind *ridibunda-esculenta*-Populationen bekannt geworden. Dabei sind Populationen, die nur *esculenta*-Männchen enthalten, in Niedersachsen bisher nicht entdeckt worden.

Im Gebiet von Aller und Leine treten ebenfalls *R. ridibunda* auf. Da aus den dortigen Rastern jeweils auch Teichfrösche gemeldet wurden (Abb.11), gehe ich davon aus, daß auch in diesem Gebiet *R. ridibunda* immer mit *R. esculenta* zusammenlebt.

Auch im Bremer Umland gibt es vereinzelt gemeinsame Vorkommen von See- und Teichfrosch. Als Besonderheit treten in Bremen reine Seefroschpopulationen auf. Dabei ist Bremen nur der Südost-Zipfel eines geschlossenen Areals, in dem *R. ridibunda* der einzige Vertreter der Grünfrösche ist (Abb.11). Merkwürdigerweise dringt der sonst allgegenwärtige *R. esculenta* in diese Marschlandschaft nicht vor.

Die vierte und häufigste Populationsstruktur ist die reine *esculenta*-Population. Zwei umfangreiche Gebiete werden in Niedersachsen nur vom Bastard bewohnt. Die Ems-Hunte-Geest, die Stader Geest einschließlich Kehdingen und die südlich gelegene Lüneburger Heide (Abb.11) machen ca. ein Drittel der niedersächsischen Landesfläche aus. Aber nicht nur in diesem Gebiet ist die reine Bastardpopulation in Niedersachsen existent. Im Weser-Aller-Flachland und auf den Börden sind solche Populationen vermutlich noch häufiger als die gemischten. Die Elternarten sind in ihren Ansprüchen so spezialisiert, daß sie auch in ihrem Verbreitungsgebiet keineswegs in der Lage sind, alle Typen von Gewässern zu besiedeln. So existieren viele Teiche, die ausschließlich den ökologischen Ansprüchen von *R. esculenta* genügen.

Nur im Weser-Leine-Bergland und im Harzvorland gibt es möglicherweise keine reinen *esculenta*-Populationen. So gibt MEINEKE (1980) für alle untersuchten Populationen im Raum Herzberg und Northeim ein Zusammenleben von mehreren Grünfroschformen an. Allerdings sind auch

einige Populationen dabei, für die er die Existenz von *R. lessonae* nicht nachweisen konnte, sondern diese nur vermutet.

Alle Hinweise lassen den Schluß zu, daß *R. esculenta* in den überwiegenden Teilen bzw. in ganz Niedersachsen die Fähigkeit hat, ohne seine Elternarten zu leben und sich zu vermehren. Das wäre eine Erklärung dafür, daß triploide *R. esculenta* auch in gemischten Populationen gefunden werden, wo sie funktionslos zu sein scheinen. Sie wären dann bei einem Verschwinden der Elternart ohne weiteres in der Lage, trotzdem weiter dort zu existieren und sich fortzupflanzen.

Konkurrenz ist meines Erachtens der Grund, warum es *R. esculenta* nicht schafft, in die nördlichen Teile der Ostfriesisch-Oldenburgischen Geest und die anschließenden Marschen einzudringen. Hier ist *R. ridibunda* aufgrund der dort gegebenen ökologischen Bedingungen in der Lage, jedes Gewässer zu besiedeln. Dadurch sind die Ressourcen derart blockiert, daß den Teichfröschen ein Eindringen in dieses Gebiet unmöglich wird. Ihre breite ökologische Amplitude würde ihnen eine Besiedlung jedoch erlauben.

Das Fehlen des Teichfrosches in diesem Gebiet ist auch ein Hinweis darauf, daß zunächst *R. ridibunda* dort siedelte, und daß der Bastard erst später in das nördliche Niedersachsen vorgedrungen ist.

GÜNTHER (1982) schreibt, daß, wenn *R. ridibunda* im Norden der DDR aus ökologischen Gründen fehlt, eigentlich *R. lessonae* dort häufiger sein müßte, als es der Fall ist. Als Grund für das Fehlen von *R. lessonae* nennt er die Konkurrenzüberlegenheit von *R. esculenta*. Er nimmt an, daß die Zunahme von triploiden Bastarden es dem Teichfrosch ermöglichte, *R. lessonae* allmählich zu verdrängen und trotzdem zu überdauern. Das Verbreitungsbild der Triploiden stellt sich für die DDR in der Tat so da, daß diese Tiere hauptsächlich im Norden und Osten zu finden sind (GÜNTHER 1975b). Größere Verschiebungen in der zahlenmäßigen Zusammensetzung der gemischten Populationen konnten aber bisher nicht beobachtet werden.

Auch für die Verbreitung der Grünfrösche in Niedersachsen sollte Verdrängung eine Rolle spielen. Die Elternart *R. lessonae* muß als selten bezeichnet werden, obwohl ihre Ansprüche an den Lebensraum, den man oberflächlich unter Moor zusammenfassen könnte, gerade in diesem Bundesland zu einer weiten Verbreitung führen müßte. Dies läßt sich durch eine Verdrängung durch *R. esculenta* erklären.

R. ridibunda scheint andererseits dem Bastard durchaus gewachsen bzw. überlegen zu sein, denn der Seefrosch hat in Niedersachsen die für ihn geeigneten Gebiete besiedelt, und kann in einem Teil des Landes sogar das Eindringen des Bastards verhindern. Es liegt nahe, die Körpergröße mit der Konkurrenzüberlegenheit in Verbindung zu bringen.

Es gibt einen Hinweis, daß doch nicht alle *R. esculenta* in Niedersachsen gleich sind, und eventuell manche nicht die Potenz haben, reine *esculenta*-Populationen zu gründen. Bei meinen Untersuchungen zeigte sich, daß der Laich der *esculenta*-Population sehr viel mehr große Eier enthielt als der aus einer gemischten. Der Laich aus der *lessonae-esculenta*-Population aus Dudensen konnte deutlich in Größenklassen eingeteilt werden, wie das auch von BERGER (BERGER u. ROGUSKI 1978; BERGER u. UZZELL 1977; BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980; BERGER u. UZZELL 1980) des öfteren beschrieben wurde (Abb.16).

Auch aus diesem Laich schlüpfen Triploide, doch wird ihre Zahl unter den adulten Fröschen - vermutlich durch Verluste während der Entwicklung - relativ gering sein. Möglicherweise sind es dann zu wenig, um eine potentielle reine *esculenta*-Population aufrecht zu erhalten. Meine Untersuchungen zeigen, daß bei ursprünglich 90% Triploiden bei den Schlüpflingen nur 50% der Adulti einen dreifachen Chromosomensatz haben. 50% Triploide sind aber für eine reine Bastardpopulation relativ wenig. Es ist denkbar, daß zur Potenz, *esculenta*-Populationen zu bilden, die Fähigkeit gehört, eine zunächst überwältigende Mehrheit von triploiden Nachkommen zu erzeugen, und daß nur die Möglichkeit, einige diploide Gameten zu produzieren, nicht ausreicht.

Andererseits sind meine Daten nur aus einer Population gewonnen, und vielleicht sind die hohen Ausfälle bei den triploiden Larven nicht zu verallgemeinern, sondern treten aufgrund ökologischer Bedingungen hier verstärkt auf. Leider liegen bisher keine Erkenntnisse über den Laich von *esculenta*-Populationen in der DDR vor. Die Untersuchungen über die Eigrößenverteilung im Laich wurden immer an polnischen Teichfröschen durchgeführt.

Nach meinen Vorstellungen lagen auch im Norden Deutschlands zunächst die "normalen" Verhältnisse des Nebeneinander von *lessonae-esculenta*-Populationen und reinen *ridibunda*-Populationen vor. Aber bereits im südlichen Verbreitungsgebiet finden sich Hinweise, daß der Bastard dazu tendiert, einzeln triploide Nachkommen zu haben (TUNNER 1980). Irgendwo

im Areal, wo man heute die reinen *esculenta*-Populationen findet, kam es dann zu einer deutlichen Erhöhung des Triploidenanteils unter den Nachkommen. Dadurch erhielt der Bastard die Chance, sich von seiner Elternart unabhängig zu machen. Das führte zu einer Verdrängung des Kleinen Teichfrosches durch den größeren Bastard, so daß diese Elternart nur noch in den Biotopen zahlreich anzutreffen ist, in denen die extremen Bedingungen (saures Wasser, schattig) selbst dem anpassungsfähigen *R. esculenta* nicht mehr die volle Entfaltungsmöglichkeit bieten.

Im südlichen Verbreitungsgebiet scheint *R. lessonae* doch ein sehr viel breiteres Spektrum an Gewässern zu besiedeln und kann sich auch zahlenmäßig gegen den Teichfrosch behaupten. So fand ich in einem Wiesentümpel in Bayern ausschließlich diese Art; ein Teich, der in Niedersachsen sicher *R. esculenta* beherbergt hätte. Andererseits ist *R. lessonae* in Niedersachsen auch am Rand seiner Verbreitung, was zu Einschränkungen in seiner Anpassungsfähigkeit führen kann.

In das Gebiet der anderen Elternart *R. ridibunda* kann der Bastard ebenfalls eindringen. Nur in einem für die Elternart "optimalen" Biotop, wo der Seefrosch alle Gewässer individuenreich besiedeln kann, war ein Vorstoß bislang nicht möglich.

Nicht in dieses Bild paßt das Fehlen von triploiden *R. esculenta* in den *ridibunda-esculenta*-Männchen-Populationen der DDR (GÜNTHER 1975b). Es wäre sicher wünschenswert, zu prüfen, ob auch in Niedersachsen dieser Populationstyp ohne triploide Individuen existiert. Möglicherweise beruht die Existenz dieser Populationen doch auf einem "Seitenast", der mit der Entwicklung zu reinen Bastardpopulationen nichts zu tun hat.

5.2 Stabilität von reinen *Rana esculenta* - Populationen

Der Bastard *Rana esculenta* ist in Mitteleuropa weit verbreitet und hat dabei seine Elternarten zahlenmäßig sogar überrundet. Sein Vorteil ist dabei die breite ökologische Amplitude. Seine Nachteile, die ihm Beschränkungen auferlegen, stehen in Verbindung mit dem Hybridcharakter. Ein Hauptpunkt sind Fertilitätsstörungen, und ein zweiter ist die Hybridogenese. Sie erlaubt es *R. esculenta* im Normalfall nur, sich mit *R. lessonae* zu vermehren. Störungen der Gametenbildung scheinen bei *R. esculenta* im gesamten Verbreitungsgebiet aufzutreten; genauere Untersuchungen liegen aus der DDR vor (GÜNTHER 1973, 1975a). Da eine völlige Unfruchtbarkeit meist nicht vorkommt, ist es in der Regel eine starke Reduzierung der Nachkommenzahl, die *R. esculenta* aufgrund seines Bastardcharakters hinnehmen muß.

Auf bisher ungeklärte Weise scheinen sich die Fertilitätsstörungen auf die Populationgrößen überhaupt nicht bemerkbar zu machen. Man kann sich nicht vorstellen, daß die Teichfrösche bei einer uneingeschränkten Fruchtbarkeit noch individuenreicher sein würden.

Auch die zweite Hauptschwierigkeit, die ausschließliche Vererbung des *ridibunda*-Chromosomensatz, wird im nördlichen Verbreitungsgebiet hinfällig, weil hier, wie gemischte *esculenta-ridibunda*-Populationen beweisen, auch der *lessonae*-Satz vererbt werden kann. Damit ist theoretisch auch ohne Triploide die Grundvoraussetzung dafür geschaffen, daß der Hybride alleine leben kann.

Aber selbst, wenn die eine Schwierigkeit scheinbar mühelos kompensiert wird, und die andere beseitigt zu sein scheint, existieren in reinen *esculenta*-Populationen noch weitere Probleme, die die Stabilität gefährden könnten.

Betrachtet man die Bastardpopulationen, kann man nur zu dem Schluß kommen, daß sie ausgezeichnet funktionieren. Die *esculenta*-Population ist im Norden der Bundesrepublik Deutschland die häufigste Populationsstruktur und ist anscheinend noch in Ausbreitung begriffen. Die anstehenden Probleme werden demnach vom Bastard gemeistert. Selbst bei den in unserer Zeit durch menschliche Eingriffe erschwerten Lebensbedingungen war *R. esculenta* in der Lage, sich zu behaupten, so daß er noch zu den "überall" vorkommenden Amphibien gerechnet wird.

Reine *esculenta*-Populationen scheinen aber ohne die Anwesenheit von Triploiden nicht zu funktionieren. Man weiß, daß Fertilitätsstörungen bei diesen ebenso auftreten wie bei diploiden *R. esculenta*, aber sie scheinen auch nicht gravierender zu sein (GÜNTHER 1975a).

Eine Kompensation der Fertilitätsstörungen geschieht in den gemischten Populationen z. T. durch die Elternart. Bei einem Zusammenleben des Bastards mit *R. lessonae* findet man die Paarung zwischen *esculenta*-Weibchen und *lessonae*-Männchen besonders häufig, da das Männchen beim Amplexus normalerweise etwas kleiner ist als das Weibchen. Da die Eier des *esculenta*-Weibchens, wenn es überhaupt welche absetzt, in der Regel fast alle befruchtungsfähig sind, und das *lessonae*-Männchen als Vertreter einer reinen Art voll fertil ist, können hier zahlreiche Nachkommen, die wiederum Teichfrösche sind, produziert werden. Die reine Bastardpopulation muß eine andere Lösung des Fertilitätsproblems finden.

Außerdem wird in einer gemischten *esculenta-lessonae*-Population nur der *ridibunda*-Chromosomensatz klonal vererbt, während der *lessonae*-Satz rekombiniert wird. Deshalb handelt es sich bei diesen *R. esculenta* nur um Hemiklone (GÜNTHER 1982).

Lebt der Bastard aber ohne Elternarten, werden beide Typen von Chromosomensätzen klonal weitergegeben. Dies sollte eigentlich die Zahl der letalen, genetisch bedingten Störungen, die auch in gemischten Populationen überall vorkommen, noch drastisch in die Höhe treiben. Es ist möglich, daß in diesem Punkt die Triploiden ihre vielleicht wichtigste Funktion haben, indem sie Rekombinationen durchführen (vgl. 5.2.2).

Innerhalb der reinen *esculenta*-Population wird das erneute Aufkommen von Angehörigen der Elternarten unterdrückt. Weil die Paarungen unter den Bastarden zufällig geschehen - d.h. Größenunterschiede, durch die Paarungen bevorzugt auftreten könnten, nicht vorkommen -, und drei verschiedene Gameten (L, R, LR) produziert werden, ist ein Auftreten von Zygoten, aus denen sich Elternarttiere entwickeln, nicht selten. Beim Heranwachsen dieser Frösche käme es zu einer beträchtlichen Konkurrenz. Für *R. ridibunda* wäre anzunehmen, daß er *R. esculenta* durchaus überlegen sein kann.

Konkurrenz ist auch in *esculenta*-Populationen ein entscheidender Faktor, denn es existieren dort ja praktisch drei verschiedene Grünfroschformen, nämlich die diploiden *R. esculenta* und LLR- und LRR-Bastarde. Da die Verdopplung sich nicht nur auf die morphologischen Merkmale, sondern auch

auf die ökologische Amplitude und das Verhalten auswirkt, wäre es falsch, alle drei als eine Einheit zu behandeln.

5.2.1 Introgression

Bereits GÜNTHER u. HÄHNEL (1976) kamen durch die Untersuchung der Laktatdehydrogenase zu dem Ergebnis, daß Introgressionen in reinen *esculenta*-Populationen besonders selten sind. Andererseits fanden sie in den gemischten Populationen teilweise unter den juvenilen Tieren einen erhöhten Prozentsatz von introgressierten Genen. Ich überprüfte Kaulquappen unterschiedlicher Größe aus der Bastardpopulation in Lehnstedt, ob sich bei ihnen eventuell ein abklingender Anteil an homozygoten Banden zeigen würde. Aber selbst bei den kleinsten, im Freiland gefangenen Larven konnte keine Introgression nachgewiesen werden. Allerdings starben einige dieser Kaulquappen vor der Untersuchung, so daß zu vermuten wäre, daß dies Tiere mit Introgressionen waren, die in Folge dessen eingegangen sind, da sonst keine offensichtlichen Gründe für den Tod vorlagen. Da es auch ohne weiteres gelang, Frösche mit Introgressionen aufzuziehen, scheint dies nicht stichhaltig zu sein.

Auf jeden Fall kommt man zu der Aussage, daß die reine *esculenta*-Population jede Gendurchmischung bereits frühzeitig unterdrückt. Tiere mit Introgressionen haben im Freiland keine Überlebenschance.

Die Introgression wird aber präzygotisch nicht völlig verhindert. So lassen sich bei den Schlüpflingen einige Larven mit ausgetauschten Genen nachweisen. Es handelt sich dabei um Tiere, bei denen es den Anschein hat, als wären die Chromosomensätze an vielen Genorten gemischt worden, so daß eine Zuordnung zu *R. esculenta* bzw. zu einer der Elternarten schwierig wird.

Diese Individuen waren diploid. Daß diese Frösche lebensfähig sind, zeigt die Tatsache, daß sie von mir bis zur Metamorphose aufgezogen werden konnten. Im Freiland werden sie im Gegensatz dazu bereits kurz nach dem Schlupf herausselektiert.

Genauso ergeht es den "Teiltriploiden", die auch unter den Schlüpflingen in

einigen Exemplaren auftraten. Ich vermute, daß es sich dabei auch um Larven mit Introgressionenseffekten handelt. Sie sind ebenfalls in kürzester Zeit verschwunden. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auf allen Fröschen mit durchmischten Chromosomensätzen in der reinen Bastardpopulation ein derart starker Selektionsdruck lastet, daß sie bereits im frühen Larvenstadium völlig eliminiert werden.

An dieser Stelle stellt sich die Frage, warum die *esculenta*-Population nicht nach einer totalen Gendurchmischung strebt, die in der Evolution doch allgemein als äußerst vorteilhaft gilt.

Introgressionen kommen bei *R. esculenta* durchaus vor. Nur über den Hybriden ist ein Einfließen von Genen in den Genpool der anderen Elternart möglich. Andererseits sind Introgressionen wohl nur in den Populationen der drei Grünfroschformen zu finden, in denen der Bastard nicht ausschließlich den *ridibunda*-Chromosomensatz vererbt. Genaue Untersuchungen über die Verbreitung des Effektes liegen bisher nicht vor.

Die Werte für den prozentualen Anteil an homozygoten LDH-Banden schwankten bei GÜNTHER u. HÄHNEL (1976) je nach Population zwischen 1,8 und 25%. Am höchsten waren die Prozentsätze bei den *ridibunda-esculenta*-Männchen-Populationen und bei *lessonae-esculenta*-Populationen mit einem überwiegenden Anteil an Kleinen Teichfröschen. Das läßt den Schluß zu, daß die Elternarten für die Aufrechterhaltung, Weitergabe und Vermehrung von introgressierten Genen die entscheidende Rolle spielen.

Genau wie bei *R. esculenta*, für den es anscheinend äußerst günstig ist, wenn die Merkmalsausprägungen auf beiden Elternartgenen beruhen, scheint es auch für *R. ridibunda* und *R. lessonae* vorteilhaft zu sein, wenn sie einige heterozygote Gene besitzen. Eine intermediäre Mischung aus *lessonae*- und *ridibunda*-Allel scheint optimal zu sein. Und das nicht nur, wenn das ganze Tier genetisch so fixiert ist, sondern auch bei einer teilweisen Heterozygotie.

Daß Heterozygotie für das Elternartindividuum vorteilhaft sein muß, zeigt, daß selbst in reinen *lessonae*- (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976) und reinen *ridibunda*-Populationen (EIKHORST 1980) gar nicht so selten Allele der anderen Elternart auftreten. Das fremde Genmaterial wird durch Weitergabe lange erhalten und keineswegs herausselektiert.

GÜNTHER u. HÄHNEL (1976) konnten bei 19,4% der Seefrösche Introgressionen bei LDH nachweisen. Das ist weitaus höher als bei *R. lessonae*, wo es nur 1,9% der Tiere waren. Daß der Prozentsatz beim

Kleinen Teichfrosch so niedrig ist, liegt aber nicht daran, daß diese Art heterozygote Zustände herausselektiert, sondern an der Tatsache, daß eine Übertragung von *ridibunda*-Genen in den *lessonae*-Genpool aufgrund der Populationsstrukturen nur unter außergewöhnlichen Umständen erfolgen kann. So betrachtet ist es doch schon eine beträchtliche Anzahl von Introgressionen, die sich beim Kleinen Teichfrosch finden lassen.

In den gemischten Populationen ist der Prozentsatz an introgressierten Genen beim Bastard nahezu ebenso hoch wie bei der jeweiligen Elternart. Das liegt wohl daran, daß von der Elternart auch Gameten produziert werden, die artfremde Gene enthalten. Diese werden an *R. esculenta* vererbt, von dem der "Fehler" ursprünglich stammte. Durch diese ständige Rückgabe von introgressierten Genen durch den Pool der Elternart an den Hybriden ist dieser nicht in der Lage, den Anteil an homozygoten Genen zu senken. "Fehler" in der Hybridogenese werden demnach im Genpool der Elternart gespeichert und dann sekundär an die Teichfrösche zurückgegeben. Aber das klärt nicht die Frage, warum *R. esculenta* in der gemischten Population mit der Introgression fertig wird, in der reinen Bastardpopulation dagegen nicht. Dabei muß bedacht werden, daß das Verschwinden der Tiere mit Introgressionen in der *esculenta*-Population auf äußeren Einflüssen beruht, denn die Larven sind lebensfähig, was die Aufzucht beweist. Außerdem kann man auch in diesen Populationen, wenn auch vereinzelt, bei metamorphosierten Fröschen Homozygotie nachweisen (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976).

In einer Umgebung, in der die Elternarten nicht existieren können, scheint es bereits tödlich zu sein, nur bezüglich einiger Genloci genetisch wie die Elternart fixiert zu sein. In den gemischten Populationen mit vielen Introgressionen ist es in der Regel so, daß die Homozygotie, die man findet, der Elternart entspricht, mit der der Bastard dort zusammenlebt. D. h. in *lessonae-esculenta*-Populationen findet man *R. esculenta*, die in einem Genort homzygot LL sind und bei den *ridibunda-esculenta*-Populationen sind es entsprechend RR-Gene. Das ist mit den Fortpflanzungsstrategien in den unterschiedlichen Populationsstrukturen nicht erklärbar, wenn man davon ausgeht, daß die Elternart auch Gameten mit Genen der anderen Elternart besitzt.

Meiner Ansicht nach ist es für *R. esculenta* in einem Biotop, in dem z. B. auch Seefrösche leben können, kein tödliches Hindernis, wenn einige seiner Genorte nur *ridibunda*-Allele enthalten. Hier kann er auf die perfekte

Kombination *ridibunda/lessonae* verzichten. In den *lessonae-esculenta*-Populationen ist es dann genau der umgekehrte Fall.

Dies scheinen ähnliche Vorgänge zu sein, wie jene, die die Häufigkeit von LLR- und LRR-Bastarden steuern. Bei einem gemeinsamen Vorkommen von *R. esculenta* und *R. lessonae* überwiegen zahlenmäßig die LLR-Bastarde, während bei der *ridibunda-esculenta*-Population mehr LRR-Bastarde anzutreffen sind (GÜNTHER 1975b).

Diese Verschiebung scheint auch auf den Umweltverhältnissen zu beruhen (vgl. 5.2.2). In einem Gewässer mit Seefröschen ist es für den Teichfrosch günstig, ihm in der Ausbildung seiner Merkmale nahezukommen, entweder als LRR-Triploider oder als ein Bastard mit Introgressionen, die einige Gene homozygot RR festlegen.

Warum ist aber die Introgression bei den Triploiden in einer reinen *esculenta*-Population so stark eingeschränkt? Man sollte meinen, daß der dritte Chromosomensatz, der von der anderen Elternart stammt, soviel Einfluß hat, daß er eine tödliche Wirkung verhindern kann. Dies ist nicht der Fall. Man findet in einem LLR-Bastard keine LRR-Genorte. Vermutlich ist durch den Gen-Dosis-Effekt der Unterschied doch so beträchtlich, daß die Differenz ähnlich groß oder noch größer ist als zwischen Bastard und Elternart, was dann zu einer Ausselektierung führt.

Andererseits muß man zu den Triploiden sagen, daß unter den Schlüpflingen - einmal abgesehen von den "Teiltriploiden" - kaum Introgressionen aufgezeigt wurden. Der LLR-Bastard unter LRR-Tieren von Laich 11 (Tab.10) und nicht stimmige morphologische Daten (Tab.12) sind Hinweise, daß dort Introgressionen vorliegen.

Bei den biochemischen Untersuchungen konnte kein Triploider mit einem Bandenmuster gefunden werden, das darauf hindeutet, daß ein Genort RRR oder LLL ist. Ich nehme an, daß Gameten, die RR- und LL-Gene enthalten, gar nicht auftreten, extrem selten sind oder aber ausselektiert werden. Ebenso scheint Tetraploidie präzygotisch ausgeschlossen zu sein.

Überhaupt muß darauf hingewiesen werden, daß die Gametenbildung sehr gleichmäßig erfolgt. Es treten nur L-, R- und LR-Gameten auf. Die Eier enthalten in der Regel sowohl einen *lessonae*- als auch einen *ridibunda*-Chromosomensatz. Der männliche Partner gibt einen der beiden Chromosomensätze haploid dazu. Die Frösche produzieren oft zwei verschiedenen Gameten, wobei die einen gegenüber den anderen zahlenmäßig deutlich zurücktreten. So sind fast alle Nachkommen mit gleichen

Chromosomensätzen ausgerüstet (Tab.10). Abweichende Genotypen machen 0-30% aus (Ausnahme Laich 10). Auch die auftretenden "Fehler", nämlich "Teiltriploide" und Tiere mit Introgressionen, findet man in derselben Größenordnung unter den Schlüpflingen.

5.2.2 Rolle der Triploiden

Bei einem derart hohen Prozentsatz an triploiden Individuen in reinen *esculenta*-Populationen muß man zwangsläufig zu dem Schluß kommen, daß sie entweder große Selektionsvorteile genießen oder aber eine wichtige Funktion ausüben.

Da es keine Hinweise auf Unterschiede zwischen adulten Diploiden und Triploiden gibt, versuchte ich die Larvalphase der Tiere daraufhin zu untersuchen.

Gleich beim Schlupf fällt auf, daß die Triploiden größer sind als ihre diploiden Geschwister, bedingt durch die größeren Eier. Dies sollte sich als günstig erweisen. Ich mußte jedoch feststellen, daß gerade in dieser Zeit direkt nach dem Schlupf die Zahl der Triploiden drastisch abnimmt. Allem Anschein nach sind andere Faktoren als die Körpergröße für die Überlebensrate ausschlaggebend, die noch weitgehend im Dunkeln liegen. Fest steht, daß in der Entwicklungszeit vom Schlüpfling zur kleinen, freischwimmenden Kaulquappe die LRR-Bastarde erheblich reduziert werden. Ob auch die LLR-Bastarde Einbußen hinnehmen müssen, ist nicht endgültig geklärt.

Die LRR-Phänotypen sind unter den Schlüpflingen sehr zahlreich (Tab.10). Im Laborversuch aufgezogen zeigen sie ein normales lineares Wachstum (Abb.28). Somit liegen keine Hinweise auf genetisch bedingte Störungen vor. In reinen *esculenta*-Populationen findet man auch in der DDR neben den diploiden Teichfröschen hauptsächlich LLR-Triploide. LRR-Bastarde kommen zwar auch vor, aber dabei handelt es sich immer nur um wenige Tiere (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976; GÜNTHER, UZZELL u. BERGER 1979). Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die LLR-Bastarde, die in der Regel L-Gameten produzieren, einen Ersatz für die fehlenden *R. lessonae*

darstellen. Somit wäre die *esculenta*-Population eine modifizierte *lessonae-esculenta*-Population (GÜNTHER, UZZELL u. BERGER 1979). Dabei geht man davon aus, daß die diploiden *R. esculenta* wie gewöhnlich *ridibunda*-Chromosomen an ihre Nachkommen weitergeben. Nur die diploiden Weibchen legen teilweise LR-Eier.

	♀		♂		
a)	LR	x	LLR	→	LLR + LR
b)	LLR	x	LR	→	LR
c)	LLR	x	LLR	→	LL
d)	LR	x	LR	→	LRR + RR

LLR-LR-System

In der Tat würde das System mit LRR-Bastarden anstatt der LLR-Tiere nicht in dieser Art funktionieren können, da keine diploiden Teichfrösche unter den Nachkommen sind, und bei jeder Kreuzung *R. ridibunda* entstehen würde, die sich in der Population nicht halten können. Das LR-LRR-System könnte nur funktionieren, wenn die Diploiden L-Gameten produzieren würden.

	♀		♂		
e)	LR	x	LRR	→	LRR + RR
f)	LRR	x	LR	→	RR
g)	LRR	x	LRR	→	RR
h)	LR	x	LR	→	LRR + RR

LRR-LR-System

Die Paarungen e-g scheinen zu beweisen, daß LRR-Bastarde in *esculenta*-Populationen funktionslos und überflüssig sind. Andererseits sind die Verhältnisse in der *esculenta*-Population auch nicht so einfach, wie oben dargestellt, sondern dadurch kompliziert, daß die Tiere häufig zwei verschiedene Gameten besitzen.

Merkwürdig bleibt die Tatsache, daß aus sieben von zwölf Laichballen überwiegend LRR-Bastarde schlüpften, was auch bei Berücksichtigung der Tatsache, daß bei 50% diploiden *R. esculenta* 25% der Paarungen dem Fall d entsprechen, unerklärlich viel ist. So muß man davon ausgehen, daß LRR-Tiere an den Paarungen teilnehmen.

Das weitgehende Verschwinden der LRR-Nachkommen nach dem Schlupf kann seine Begründung nicht darin haben, daß diese Triploiden im

Fortpflanzungssystem funktionslos sind, denn wie sollte das zu diesem Zeitpunkt Einfluß haben.

Deshalb vermute ich, daß das Verschwinden der LRR-Bastarde auf ökologische Bedingungen zurückzuführen ist. *R. ridibunda* könnte im Biotop der *esculenta*-Population von Lehnstedt nicht existieren. Er kommt in der Nähe, an der Weser, vor, so daß man davon ausgehen kann, daß er das Gewässer besiedelt hätte, wenn es ihm von den Lebensbedingungen her möglich gewesen wäre. Die LRR-Tiere stehen den Seefröschen durch die Verdopplung des *ridibunda*-Chromosomensatzes sehr nahe, so daß wohl auch für sie die ökologischen Verhältnisse vor Ort derart ungünstig sind, daß nur wenige die ersten Larvenstadien überleben.

Ob *R. lessonae* in der *esculenta*-Population ebenfalls für ihn tödliche Bedingungen vorfinden würde, ist nicht klar. Die nächsten Vorkommen des Kleinen Teichfrosches sind recht weit entfernt, so daß eine Besiedlung aus diesem Grund erst einmal nicht in Frage kommt. Die *R. lessonae*, die aus Bastardkreuzungen entstehen, überleben jedenfalls nicht.

Bei einer oberflächlichen Betrachtung des Gewässers, scheint es jedoch mehr für den Kleinen Teichfrosch als Lebensraum geeignet als für den Seefrosch. Vielleicht liegt darin die Begründung für ein deutliches Übergewicht der LLR- gegenüber den LRR-Bastarden.

Die Erklärung durch ökologische Gründe betrifft auch die gemischten Populationen. In der *lessonae-esculenta*-Population überwiegen die LLR-Triploiden und in den *ridibunda-esculenta*-Populationen gibt es mehr LRR-Bastarde. Es ist in beiden Fällen eine Verdopplung des Chromosomensatzes derjenigen Elternart, für die der Lebensraum geeignet ist. Dadurch ist auch der triploide *R. esculenta* sehr gut angepaßt. Aber auch in der gemischten Population ist speziell der Triploide (LLR oder LRR) besonders häufig, der die wichtige Funktion für die Fortpflanzung hat. In *ridibunda-esculenta*-Populationen ist ein Auftreten von LLR-Bastarden zudem recht unwahrscheinlich, da dazu die Produktion von LL-Gameten Bedingung ist.

Es hat den Anschein, als würden ökologische Anpassung und Funktion im Populationsgefüge bei den Triploiden perfekt zusammenpassen.

Ein prozentualer Anteil der LLR-Bastarde von 50% sollte eigentlich für den Ersatz der Elternart *R. lessonae* optimal sein. Es sind aber bereits mehrere Populationen bekannt geworden, in denen die Triploiden noch weitaus häufiger sind.

Da sich beim Heranwachsen keine durchgreifenden Vorteile

herauskristallisierten, müssen diese auf anderem Gebiet gesucht werden.

Meines Erachtens ist die wichtigste Funktion der Triploiden die Rekombination der Chromosomensätze (vgl. GÜNTHER 1982). Bei der Gametenbildung werden bei den Triploiden Allele in den verdoppelten Sätzen rekombiniert. Das heißt, die Population braucht nicht nur mit geklonten Sätzen zu arbeiten, sondern bei einem häufigen Auftreten der einen Triploidieform sind es Hemiklone, wie sie auch in den gemischten Populationen vorkommen, und die anscheinend keine negativen Auswirkungen haben.

Da in der reinen *esculenta*-Population hauptsächlich LR- und LLR-Typen anzutreffen sind, wird der *ridibunda*-Chromosomensatz weitgehend geklont weitergegeben, während der *lessonae*-Satz häufig rekombiniert wird. Diese nicht rekombinierte Weitergabe des *ridibunda*-Satzes wird aber nicht so streng eingehalten, da durchaus auch LRR-Individuen vorkommen, so daß auch in diesem Satz manchmal Austausche vorgenommen werden. Vielleicht "leistet" sich deshalb die Population einige LRR-Bastarde.

Daß Rekombinationen vorkommen, beweist die Tatsache, daß die Nachkommen nicht völlig identisch sind. Wenn beide Chromosomensätze geklont vererbt würden, sollten sie wie eineiige Zwillinge sein. Interessanterweise war die Variabilität der Nachkommenschaft in der Regel sogar größer als bei den Elternarten. Dies stellte ich anhand der Standardabweichungen des Indexes *Digitus primus/Callus internus* fest.

	Standardabweichung	Phänotyp
<i>rid.</i> -Laich	0,16	RR
<i>les.</i> -Laich	0,10	LL
Laich 7	0,18	LL
Laich 4	0,14	LLR
Laich 9	0,19	LLR
Laich 1	0,18	LRR
Laich 2	0,24	LRR
Laich 3	0,16	LRR
Laich 5	0,34	LRR
Laich 8	0,27	LRR

Vermutlich ist die hohe Variabilität durch die Anwesenheit des dritten, anderen Chromosomensatzes bedingt. Durch die intermediäre Ausbildung bei

den Triploiden ist die mögliche Bandbreite für die unterschiedlichen Ausprägungen sehr groß.

Die hohe Rekombinationsrate macht sich auch positiv auf das Überleben der Elternartnachkommen bemerkbar. Kreuzt man zwei *R. esculenta* aus einem Verbreitungsgebiet ohne Triploide geben beide einen geklonten *ridibunda*-Chromosomensatz an ihre Nachkommen weiter. Diese Larven sind lebensschwach und sterben meist vor der Metamorphose. Die Elternartlarven, die ich aus dem gefundenen Laich aufzog, waren in der Regel fähig heranzuwachsen und die Umwandlung zum Landgang durchzumachen. Ihre Chromosomensätze sind so gut durchmischt, daß es nur selten zu einem Zusammentreffen von ungünstigen oder gar tödlichen Genen kommt.

Das Verschwinden der Elternartnachkommen in der reinen *esculenta*-Population beruht also auch auf ökologischen Einflüssen und nicht auf letalen genetischen Defekten. Vereinzelt wurden ja auch Angehörige der Elternarten in *esculenta*-Populationen gefunden (GÜNTHER u. HÄHNEL 1976).

Wenn man davon ausgeht, daß RR- und LL-Gameten sehr selten sind oder nicht vorkommen, gibt es in der *esculenta*-Population drei verschiedene Gameten: L, R und LR. Nach den Ergebnissen meiner Aufzuchtversuche wird von einem Tier nicht nur ein Gamet abgegeben, sondern meistens zwei. Davon ist oft einer haploid und der andere diploid. Die Weibchen besitzen einen deutlichen Überschuß an diploiden Eiern - das zeigt sich an den großen Eiern - und die Männchen befruchten meist mit haploiden Spermien, vermutlich weil die diploiden in ihrer Bewegungsfähigkeit eingeschränkt sind. Bei den Männchen scheint es auch verbreitet zu sein, beide Chromosomensätze haploid zu vererben. Als Beispiele dafür können Laich 10 und 11 gelten (Tab.10), obwohl hier auch die unterschiedlichen Gameten der Weibchen die Erklärung sein könnten.

In der *esculenta*-Population sind bei einer überwiegenden Anzahl von LR- und LLR-Phänotypen folgende vier Paarungen die Regel:

	♀		♂		
1)	LLR	x	LLR	→	LL (LLR)
2)	LR	x	LLR	→	LLR (LR)
3)	LR	x	LR	→	LRR (RR)
4)	LLR	x	LR	→	LR (LRR)

Bei der Aufstellung dieser vier Paarungsmöglichkeiten wird davon ausgegangen, daß nur die LR-Weibchen einen Überschuß an diploiden LR-Gameten produzieren. Die LLR-Triploiden sollten normalerweise L-Gameten haben. Auch die LLR-Weibchen haben hiernach nur selten LR-Eier. Das Beispiel dafür scheint Laich 7 zu sein, dessen viele LL- mit dem einen LLR-Nachkommen genau der Paarung 1 entsprechen. Bei dem enormen Überschuß an großen Eiern und triploiden Schlüpflingen in der Population muß man aber vermuten, daß auch LLR-Weibchen vorkommen, die hauptsächlich LR-Eier legen.

Bei den diploiden Männchen wird davon ausgegangen, daß sie fast ausschließlich *ridibunda*-Chromosomensätze an ihre Nachkommen vererben. Ebenso sollte es mit den haploiden Gameten der LR-Weibchen sein.

In der obigen Aufstellung sind in Klammern die Nachkommen aufgeführt, die in geringer Anzahl aus demselben Laich schlüpfen. So entstehen bei Paarung 2 und 3 wenige Diploide, und zwar aus der Befruchtung von haploiden R-Eiern durch L-Spermien bzw. durch R-Gameten.

Paarung 3 ist eine Erklärung dafür, warum in der Population mit einem Überschuß an LR- und LLR-Phänotypen gerade bei einem noch relativ hohen Diploiden-Anteil doch viele der Schlüpflinge LRR-Bastarde sind. Wenn sie aus der Kreuzung von zwei LR-Diploiden entstehen, sind alle ihre drei Chromosomensätze nicht rekombiniert - die Nachkommen sind also Vollklone. Vielleicht trägt auch dieses mit zu ihrem weitgehenden Verschwinden in der frühen Entwicklungsphase bei. Dagegen spricht allerdings, daß man sie im Labor ohne weiteres bis zur Metamorphose aufziehen kann.

Nach meinen Befunden deutet sich an, daß in der Population von Lehnstedt, in der jede der vier obigen Paarungen zu ungefähr 25% vertreten sein sollte, meistens die Paarungen 2 und 3 vorkommen. Laich, der aus einer Paarung 1 stammt, wurde nur einmal gefunden (Laich 7), und Laich aus einer Paarung 4 war gar nicht dabei.

Über den Grund hierfür kann man nur spekulieren. In beiden Fällen sind die Weibchen LLR-Tiere. Möglicherweise sind diese in ihrer Fertilität doch so stark gestört, daß sie nur selten zu Eiablagen kommen. Denkbar wäre auch eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses, wie sie bei den Grünfröschen durch die geklonte Vererbung wiederholt beobachtet wurden. Vielleicht gibt es kaum LLR-Weibchen. Die dritte - und für mich

wahrscheinlichste Möglichkeit - ist, daß auch von den LLR-Weibchen hauptsächlich diploide LR-Eier gelegt werden.

Für die dritte Erklärung spricht auch, daß in *esculenta*-Populationen, bei denen fast 80% der Bastarde LLR-Triploide sind, diese in der Lage sein müßten, aus einer Paarung untereinander, die dann überwiegend vorkommt, auch viele LLR-Nachkommen zu erhalten.

Da doch einige LRR-Bastarde in der Population von Lehnstedt vorkommen, bzw. es vielleicht auch Populationen mit einem höheren Anteil dieser Triploiden gibt, sollen hier noch die weiteren möglichen Paarungen aufgeführt werden, die beim Vorkommen aller drei *esculenta*-Phänotypen vorkommen. Es werden wieder die Nachkommen zunächst genannt, deren Auftreten ich als zahlreicher annehme und dann in Klammern die seltenen.

	♀		♂		
5)	LRR	x	LRR	→	RR (LRR)
6)	LRR	x	LR	→	RR (LRR)
7)	LR	x	LRR	→	LRR (RR)
8)	LLR	x	LRR	→	LR (LRR)
9)	LRR	x	LLR	→	LR (LLR)

Laichballen, die aus Paarungen 5, 6 und 8 stammen könnten, wurden in Lehnstedt nicht gefunden. Bei den drei anderen Paarungen ist dies nicht sicher zu sagen, da ihre Nachkommen mit denen der Paarungen 3 und 4 übereinstimmen. Auch bei den Paarungskombinationen 5, 6, 8 und 9 muß man sich wiederum fragen, ob die triploiden Weibchen nicht doch überwiegend diploide Eier ablegen.

Daß die angegebenen neun Paarungen in der *esculenta*-Population nicht alle Möglichkeiten ausschöpfen, zeigt sich am Beispiel von Laich 10 (Tab.10). Hier wurde von einem der Partner nicht wechselweise ein haploider und ein diploider Gamet gebildet, sondern er hatte sowohl L- als auch R-Gameten. Dabei scheint es sich um einen Sonderfall zu handeln. Der Grünfroschkomplex läßt sich, wie man schon oft bemerken mußte, nur schwer in ein Schema pressen.

5.2.3 Nachkommensverluste und deren Kompensierung

Bei der Fortpflanzung in reinen *esculenta*-Populationen muß der Bastard enorme Verluste unter seinen Nachkommen hinnehmen, die noch zusätzlich zu den normalen Einbußen hinzukommen, denn Amphibien müssen allgemein einen großen Überschuß an Laich und Larven produzieren, da sie von vielen Räubern bedroht werden. So legen die *Raniden* in Mitteleuropa immer mehrere tausend Eier pro Weibchen.

Auch bei *R. esculenta* sind es im Durchschnitt 5000 Eier (BERGER u. TRUSZKOWSKI 1980). In gemischten Populationen werden diese meist von Männchen einer der Elternarten besamt, was zu einem recht hohen Befruchtungserfolg führt, denn die meisten Eier sind befruchtungsfähig.

In der *esculenta*-Population kommt es durch eine unzureichende Besamung zu einer hohen Quote an unbefruchteten Eiern. Ich konnte feststellen, daß nur ungefähr ein Drittel des Laiches mit einer Entwicklung begann. Zwei Drittel der potentiellen Nachkommen sind dadurch von vornherein verloren. Zusätzlich muß man noch davon ausgehen, daß sich die Fertilitätsstörungen bei den Weibchen dahingehend bemerkbar machen, daß sie zum Teil gar keine Eier ablegen (vgl. GÜNTHER 1975a), was zu einer weiteren Minderung der Nachkommenzahl führt.

Man sollte annehmen, daß diese Verluste kompensiert werden müssen, damit noch ausreichend Larven das Stadium der Metamorphose erreichen.

Eine Möglichkeit ist, daß die Weibchen die Zahl, der von ihnen abgelegten Eier erhöhen. Auffallend größere Laichballen konnte ich nicht feststellen, so daß ich davon ausgehe, daß die Weibchen in Bastardpopulationen nicht mehr Eier ablegen als in den gemischten.

BERGER u. UZZELL (1980) ermittelten jedoch, daß *R. esculenta* mehr Eier legt als seine Elternarten. *R. lessonae* kommt mit einer sehr geringen Eizahl aus. Bei dieser Art sind es im Durchschnitt nur 1600 Eier pro Weibchen, während *ridibunda*-Weibchen mehr Eier legen (4500 Eier).

Vermutlich ist die Gefährdung für Laich und Larven in einem Seefrosch-Gewässer, daß in der Regel größere Ausmaße hat, doch sehr viel größer. Hier sind Vögel als Laichräuber häufig und die Larven müssen mit Fischen als Freßfeinden zurechtkommen. Vermutlich ist die Zahl der Räuber, die die Nachkommen von *R. lessonae* dezimieren, nicht so groß, so daß diese Art mit weniger Eiern auskommt.

Von *R. esculenta* kann man allerdings nicht behaupten, daß er Gewässer bevorzugt, die sich durch eine Prädatorenarmut auszeichnen. Auch in der Lehnstedter Population traten verbreitet Enten und Reiher auf und große Fische leben dort ebenfalls. Gerade von Fischteichen - mit Ausnahme vielleicht von Forellengewässern - sind besonders individuenreiche *esculenta*-Populationen bekannt.

Wenn bei *R. esculenta* nur ein Drittel der Eier befruchtet wird, liegt die Zahl der sich entwickelnden Eier in derselben Größenordnung wie bei *R. lessonae*.

Die Konkurrenz durch andere Froschlarven ist für Grünfösche meist gering, da sie erst spät laichen. Die in Niedersachsen weiter verbreiteten und häufigen Braunfösche (*Rana temporaria*, *Rana arvalis*) und die allgegenwärtige Erdkröte (*Bufo bufo*) sind Frühlaicher und ihre Larven verlassen bereits das Wasser, wenn die Grünfroschlarven schlüpfen.

Eine andere Möglichkeit, die Verluste beim Laich auszugleichen, wäre eine erhöhte Überlebensrate bei den Kaulquappen. Dazu könnte man zunächst pauschal bemerken, daß *esculenta*-Larven aufgrund ihrer Anpassungsfähigkeit in den unterschiedlichsten Biotopen gute Entwicklungschancen haben. Bei genauerer Betrachtung müssen die *esculenta*-Kaulquappen jedoch wegen ihres Hybridcharakters noch entscheidende Einbußen hinnehmen.

Den größten Anteil macht dabei das fast vollständige Verschwinden der LRR-Bastarde kurz nach dem Schlupf aus. Ungefähr jeder zweite Schlüpfling ist ein LRR-Teichfrosch, aber unter den Kaulquappen ist dieser Phänotyp nur noch ganz vereinzelt zu finden.

Zur gleichen Zeit werden noch weitere Larven ausselektiert. Da sind zunächst die Elternartnachkommen, die aus Bastardkreuzungen hervorgegangen sind. Auch die Tiere mit Introgressionen und die "Teiltriploiden" haben so gut wie keine Überlebenschance. Ihr Anteil an der Nachkommenschaft macht zusammen mindestens 10% aus. Dies ist allerdings ein Minimalwert, denn bei den Aufzuchten starben doch einige Larven, bevor sie untersucht werden konnten. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei auch um Angehörige der drei oben genannten Typen, so daß ihr wirklicher Anteil wohl ca. 20% beträgt.

Aber dies ist auch noch nicht alles, was die *esculenta*-Population an Larvenverlusten hinnehmen muß.

LLR-Triploide stellen zwar unter den adulten Fröschen ungefähr 50% der

Tiere, doch scheinen sie trotzdem, in den frühen freischwimmenden Larvenstadien starke Einbußen hinnehmen zu müssen.

Beim Schlupf waren die LLR-Bastarde noch doppelt so häufig vertreten wie die diploiden *R. esculenta* (Tab.10). Unter den gefangenen kleinen Kaulquappen (KRL 5-15 mm) machten sie aber keine 30% mehr aus (Abb.34), wobei man davon ausgehen kann, daß zu diesem Zeitpunkt praktisch nur noch LLR- und LR-Phänotypen vertreten sind. Daraus folgt, daß selbst wenn nahezu alle Diploiden überleben, die Zahl der LLR-Tiere auf 1/8 bis 1/9 zurückgeht. Dies würde für die *esculenta*-Population wiederum einen Verlust von mindestens 10% ihrer Nachkommenschaft bedeuten.

Während der Kaulquappenentwicklung haben dann die Triploiden leichte Vorteile gegenüber den Diploiden, so daß ihr Anteil an der Population langsam ansteigt. Da dies zahlenmäßig nur schwer erfaßbar ist, möchte ich mich mit dem folgenden Rechenbeispiel nur auf die Entwicklungszeit vom Schlüpfling bis zur kleinen Kaulquappe (KRL 5-15 mm) beschränken.

Zusammenfassender Überschlagn über die Verluste:

- 1) 50% LRR
- 2) 10% LLR
- 3) 10% Elternartnachkommen, Tiere mit Introgressionen und "Teiltriploide"
- 4) 10% ungeklärt (vermutlich wie 3)

80% insgesamt

Berücksichtigt man nun noch, daß zwei Drittel des Laichs unbefruchtet ist, erreichen nur ungefähr 7% der potentiellen Nachkommen ein Alter von ca. 14 Tagen. Leider sind die normalen Verluste von Froschlurchlarven während ihrer Entwicklung noch ungenügend bekannt. VIERTTEL (1980) ermittelte für Erdkrötenlarven (*Bufo bufo*) Überlebensraten bis zur Metamorphose zwischen 2 und 20%. Fische, Insekten und ihre Larven und auch Molche fressen Froschkaulquappen noch bevorzugt gegenüber Krötenlarven. Andererseits weiß man, daß auch noch ein großer Überschuß den Landgang vollziehen muß, da in der Zeit bis der Frosch adult geworden ist, noch viele weitere Prädatoren die Bestände dezimieren. Man sollte also annehmen, daß ein Verlust von über 90% der Nachkommen in den ersten

zwei Wochen der Entwicklung zu einem raschen Aussterben führen müßte. Andererseits weiß man, daß die Population diese Verluste verkraften kann und damit gut zurecht kommt.

Der Laich der Grünfrösche scheint, da er versteckter an Pflanzen befestigt ist und unter der Wasseroberfläche bleibt, nicht so gefährdet zu sein wie der Braunfroschlaich. Außerdem ist es für die Grünfrösche auch günstig, spät im Jahr zu laichen, weil die laichräubernden Vögel zu dieser Zeit bereits ausreichend andere Nahrung finden. Außerdem gibt es zu dieser Zeit keine Zugvögel mehr.

Bei den im frühen Stadium ausselektierten Larven muß man sich vorstellen, daß ein Großteil von ihnen geschwächt die Beute der Prädatoren wird, bevor sie auf Grund genetischer Defekte verenden. Damit ist der Beuteanteil der Prädatoren vermutlich weitgehend abgedeckt, so daß die restlichen Kaulquappen eine erhöhte Überlebenschance haben.

Im Augenblick scheint für *R. esculenta* keine Besserung im Fortpflanzungserfolg in Sicht. Es gibt für ihn keine Möglichkeit, das ständige Auftreten von LRR-Bastarden und Elternartnachkommen zu verhindern. Höchstens wäre denkbar, daß die Bastarde die Fehler in der Hybridogenese weiter einschränken können, so daß keine Introgressionen mehr auftreten. Andererseits stellt die Introgression einen Weg zur fortschreitenden Rekombination dar, was am Ende sicher Vorteile für *R. esculenta* bringen würde. Jetzt sieht es so aus, als würden sich die reinen *esculenta*-Populationen aus Stabilitätsgründen diesen Weg versperren.

Was der *esculenta*-Population möglich war, ist ein Zurückdrängen der Zahl der Tiere, die Schädigungen wegen ihres Bastardcharakters zeigen. Darunter fallen Larven mit Verkrüppelungen, Durchsichtigkeit, Albinos etc. Sie treten relativ selten auf, so daß ihre Zahl in der Liste der ausselektierten Larven weggelassen werden konnte.

Gelöst hat die Bastardpopulation auch die Einschränkungen im Wachstum der Triploiden, die in vielen gemischten Populationen ein Problem sind (BERGER u. UZZELL 1977). Das Wachstum der Triploiden in Bastardpopulationen ist linear und als völlig normal zu bezeichnen, wobei noch der Vorteil besteht, daß die Larven beim Schlupf schon größer sind als die Diploiden. Dies trifft auch auf die LRR-Bastarde zu, die trotzdem ausselektiert werden.

Die eingeschränkte Fertilität ist von der *esculenta*-Population nur schwer zu überwinden. Es gibt Laich, der zu annähernd 100% befruchtet ist und

anderen, aus dem fast gar keine Larven schlüpfen. Unter normalen Umständen würden sich die Tiere mit hoher Fertilität schnell durchsetzen, da sie die überwältigende Mehrheit der Nachkommen erzeugen. Bei dem hybridogenetischen Fortpflanzungsmechanismus ist dies aber nicht der Fall, so daß die Frösche mit Fertilitätsmängeln immer wieder aufteten und nicht seltener werden.

Das ständige Auftreten von LRR-Bastarden und Elternartnachkommen, die in der Population praktisch keine Entwicklungschance haben und damit eine enorme Gametenverschwendung darstellen, könnte nur verhindert werden, wenn von den vier häufigen Paarungen zwei gar nicht mehr vorkommen würden. Die Paarungen zwischen zwei diploiden bzw. zwischen zwei triploiden *R. esculenta* müßten ausgeschlossen sein. Dies wäre höchstens durch Verhaltensstrukturen innerhalb der Rufgruppe denkbar, die solche Paarungen verhindern.

Rätselhaft bleibt die Entwicklung des Diploidenanteils. Bei den Schlüpflingen sind sie sehr selten, während sie unter den Kaulquappen einen Anteil von über 50% ausmachen. Um weitere Erkenntnisse über das Wachstum der Diploiden zu gewinnen, isolierte ich die wenigen kleinen Eier, die überhaupt zu entdecken waren, aber aus allen diesen Eiern schlüpften Kaulquappen, die bald eingingen (Tab.13).

Im Gegensatz dazu schlüpften aus Laich 10 nur diploide Larven, obwohl alle Eier recht groß waren.

Schon BERGER u. TRUSZKOWSKI (1980) bemerkten, daß bei Bastardkreuzungen nur die großen Eier gute Überlebenschancen haben. Allerdings stammten die Eltern nicht aus reinen Bastardpopulationen. Die überlebenden Kaulquappen waren Triploide. Nach meinen Ergebnissen sieht es so aus, als würde die obige Aussage ganz allgemein auf *esculenta*-Populationen anwendbar sein. Das heißt, daß auch die Diploiden aus größeren Eiern schlüpfen und sich aus den kleinen Eiern keine lebensfähigen Larven entwickeln.

Dies muß wie viele andere Fragen noch offenbleiben. Diese Arbeit kann nur einen ersten Einblick in die Abläufe in einer reinen *esculenta*-Population geben und aufzeigen, daß diese Population enorme Einbußen unter der Nachkommenschaft hinnehmen muß. Das Fazit kann wie so häufig bei den Grünfröschen nur sein, daß man sich nur schwer ein Bild machen kann, wie die Frösche ihr Überleben sichern, daß sie aber alle Probleme, die unüberwindlich scheinen, mit Leichtigkeit meistern.

6 Zusammenfassung

Es wird versucht, einen Überblick über die Verbreitung der Grünfroscharten *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* und ihres Bastardes *Rana esculenta* in Niedersachsen zu gewinnen. Dabei wird im besonderen der Frage nachgegangen, ob in diesem Bundesland Gebiete existieren, in denen ausschließlich der Bastard lebt. Über *R. ridibunda* gab es bereits ausreichende Daten und von *R. esculenta* weiß man, daß er mit Ausnahme des Nordwestens überall vorkommt. So wurde der Kartierungsschwerpunkt auf *R. lessonae* gelegt. Da über diese Elternart bisher erst wenig bekannt ist, mußten für die Erfassung auch Untersuchungen zur Morphologie und zu den Habitatansprüchen gemacht werden.

Es stellte sich heraus, daß die Ems-Hunte-Geest und die Stader Geest mit den nördlich anschließenden Marschen und der südlich angrenzenden Lüneburger Heide nur vom Bastard in reinen *esculenta*-Populationen besiedelt werden. Aber auch im übrigen Niedersachsen gibt es solche Populationen, so daß man davon ausgehen kann, daß *R. esculenta* in ganz Niedersachsen die Potenz hat, allein zu leben.

Eine Bastardpopulation wurde exemplarisch herausgegriffen und genauer untersucht. Es handelt sich um eine Tongrube bei Lehnstedt nördlich von Bremen. Von dieser Population war bereits bekannt, daß 50% der Adulti Triploide sind (EIKHORST 1980, 1981).

Das Interesse galt der Fortpflanzungsstrategie: dem Abschnitt, der zwischen Laich und der Metamorphose liegt.

Der Laich in der *esculenta*-Population enthält einen enorm hohen Prozentsatz an großen Eiern, aus denen Triploide schlüpfen. Durch Fertilitätsstörungen bedingt ist nur ein Drittel des Laiches befruchtet.

Bei den Schlüpflingen der *esculenta*-Population findet man einige Tiere mit Introgressionen und auch "Teiltriploide". Unter den im Freiland gefangenen freischwimmenden Kaulquappen sind solche Individuen nicht mehr nachweisbar.

Das Wachstum der triploiden *esculenta*-Larven ist linear und zeigt keine Hinweise auf Störungen. Auch die Angehörigen der beiden Elternarten, die unter den Schlüpflingen verbreitet sind, wachsen unter Laborbedingungen zum Teil recht gut.

Triploide sind unter den Schlüpflingen mit über 90% vertreten, was gut mit

der Anzahl der großen Eier korreliert. Bei den kleinen Kaulquappen (KRL 5-15 mm) fällt ihr Anteil plötzlich auf unter 30%. Dieser Wert steigt mit Heranwachsen der Tiere langsam und nähert sich den 50% bei den Adulti an.

Die LRR-Triploiden stellen 50% der Schlüpflinge. Dieser Phänotyp verschwindet aber in den ersten Wochen der Entwicklung fast völlig. Auch die Tiere mit Introgressionen und die Elternartnachkommen überleben diese Zeit im Freiland nicht.

Da zahlreiche Larven ausselektiert werden und der Laich schlecht befruchtet ist, sind ungefähr 14 Tage nach der Eiablage nur noch ca. 7% der potentiellen Nachkommenschaft am Leben.

7 Literatur

BERGER, L. 1967

Embrional and larval development of F1 generation of green frogs different combinations.

Acta Zool. Cracoviensia 12, 123-160

BERGER, L. 1968

Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex.

Acta Zool. Crocoviensia 13, 301-324

BERGER, L. 1969

Systematyka zab zielonych.

Przegląd Zoologiczny - Wrocław 13, 219-238

BERGER, L. 1970

Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development.

Annales Zool. 27, 373-416

BERGER, L. 1971a

Sex ratio in the F1 progeny within forms of *Rana esculenta* complex.

Genetica Polonica 12, 87-101

BERGER, L. 1971b

Viability, sex and morphology of F2 generation within forms of *Rana esculenta*-complex.

Zool. Poloniae 21, 345-393

BERGER, L. 1973

Systematics and hybridization in European green frogs of *Rana esculenta* complex.

J. Herp. 7, 1-10

BERGER, L. 1976

Hybrids of B2 generation of European water frogs (*Rana esculenta* complex).

Annales Zool. 33, 201-214

BERGER, L. 1977

Systematics and hybridization in the *Rana esculenta* complex.
in: The reproductive biology of amphibians.

- Taylor, D. H., Guttman, S. I., eds.
Plenum, New York
- BERGER, L. 1979
Egg size as an index of phenotype in progeny of *Rana esculenta* females.
Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 187-202
- BERGER, L., MICHALOWSKI, J. 1963
Plazy - Amphibia.
Klucze do oznaczania kregowow Polski 2, Warszawa
- BERGER, L., ROGUSKI, H. 1978
Ploidy of progeny from different egg size classes of *Rana esculenta* L..
Folia Biol. (Krakow) 26, 231-248
- BERGER, L., ROGUSKI, H., UZZELL, T. 1978
Triploid F2 progeny of water frogs (*Rana esculenta* complex).
Folia Biol. (Krakow) 26, 135-152
- BERGER, L., TRUSZKOWSKI, J. 1980
Viability and inheritance of characters in water frogs
(*Rana esculenta* complex) in agrocenoses.
Genetica Polonica 21 (3), 309-323
- BERGER, L., UZZELL, T. 1977
Vitality and growth of progeny from different egg size classes
of *Rana esculenta* L. (Amphibia, Salientia).
Zoologica Poloniae 26 (3-4), 291-317
- BERGER, L., UZZELL, T. 1980
The eggs European water frogs (*Rana esculenta* complex) and
their hybrids.
Folia Biol. (Krakow) 28 (1), 3-25
- BINKERT, J., BORNER, P., CHEN, P. S. 1982
Rana esculenta complex: An experimental analysis of lethality
and hybridogenesis.
Experientia 38, 1283-1292
- BLANKENHORN, H. J. 1977
Reproduction and mating behaviour in *Rana lessonae* - *Rana esculenta* mixed populations.
in: The reproductive biology of amphibians.
Taylor, D. H., Guttman, S. I., eds.

Plenum, New York

BLANKENHORN, H. J., HEUSSER, H., VOGEL, P. 1971

Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex in der Schweiz.

Revue Suisse Zool. 78, 1243-1247

BOLKAY, S. 1908

Über die Artberechtigung des Flußfrosches *Rana ridibunda*.

Lacerta 13, 49-51

BORKIN, L. J., GARANIN, V. I., TICHENKO, N. T., ZAUNE, I. A. 1979

Some results in the green frogs survey in the USSR.

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55, 153-170

BOULENGER, G. A. 1891

A contribution to the knowledge of the races of *Rana esculenta* and their geographical distribution.

Proc. Zool. Soc. London, 374-384

BOULENGER, G. A. 1918

On the races and variation of the edible frog, *Rana esculenta* L..

Ann. Mag. Nat. Hist. (9), 2, 10, 241-257

CIMINO, M. C. 1972

Egg-production polyploidization and evolution in a diploid all-femal fish of the genus *Poeciliopsis*.

Evolution 26, 294-306

DUBOIS, A., GÜNTHER, R. 1982

Klepton and Synklepton: Two new evolutionary systematics categories in zoology.

Zool. Jb. Syst. 109, 290-305

EBENDAL, T. 1978

De gatfulla gröngrodorna.

Fauna och flora 73 (1), 9-22

EBENDAL, T. 1979

Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* complex).

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 143-152

EBENDAL, T., UZZELL, T. 1982

Ploidy and immunological distance in Swedish water frogs (*Rana esculenta* complex).

- Amphibia-Reptilia 3, 125-133
- EIKHORST, R. 1980
Die Systematische Stellung heimischer Grünfrösche.
Examensarbeit an der Universität Bremen
- EIKHORST, R. 1981
Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer
Umgebung.
Beitr. Naturk. Niedersachsens 34, 104-111
- EIKHORST, R. 1982
Geographical diversity of reproductive modes and the evolution
of hybridogenesis in green frogs.
in: Mossakowski, D., Roth, G., eds.
Environmental adaption and evolution.
Gustav Fischer, Stuttgart-New York
- EIKHORST, R., NETTMANN, H.-K. 1981-84
Erfassung der Fauna und Flora im Land Bremen: Herpetofauna.
Unveröffentlichte Untersuchungsberichte für den Senator für
Umweltschutz (Bremen)
- ENGELMANN, W. E. 1972
Disk-Elektrophorese der Serumproteine von Wasserfröschen. Ein
Beitrag zur Diskussion über den Hybridcharakter von *Rana*
esculenta L..
Acta biol. med. germ. 29, 431-435
- ENGELMANN, W. E. 1973
Zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen europäischer
Grünfrösche (Gattung *Rana*). Eine vergleichende elektropho-
retische Untersuchung der Serumproteine.
Zool. Jb. Syst. 100, 183-196
- FELDMANN, R. 1981
Die Amphibien und Reptilien Westfalens.
Westfälische Vereinsdruckerei, Münster
- FELDMANN, R., PREYWISCH, K. 1973
Seefrosch, Wasserfrosch und kleiner Grünfrosch im Wesertal bei
Höxter (Westfalen).
Nat. Heimat 33 (4), 120-126
- GRAF, J.-D., KARCH, F., MOREILLON, M. C. 1977
Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new

hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*.

Experientia 33, 1582-1584

GRAF, J.-D., MÜLLER, W. P. 1979

Experimental gynogenesis provides evidence of hybridogenetic reproduction in the *Rana esculenta* complex.

Experientia 35, 1574-1576

GÜNTHER, R. 1968

Morphologische und ökologische Untersuchungen zur Unterscheidung von *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pallas.

Zool. Jb. Syst. 95, 229-264

GÜNTHER, R. 1970

Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia).

Biol. Zbl. 89, 327-342

GÜNTHER, R. 1973

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardcharakter von *Rana esculenta* L. (Anura).

Zool. Anz. 190, 250-285

GÜNTHER, R. 1974

Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR.

Mitt. Zool. Mus. Berlin 50, 287-298

GÜNTHER, R. 1975a

Untersuchungen der Meiose bei Männchen von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und der Bastardform "*Rana esculenta*" L. (Anura).

Biol. Zbl. 94, 277-294

GÜNTHER, R. 1975b

Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, "*Rana esculenta*" L., in der DDR (Anura, Ranidae).

Mitt. Zool. Mus. Berlin 51, 145-158

GÜNTHER, R. 1977

Die Erythrozytengröße als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrösche, *Rana* "*esculenta*" L. (Anura).

Biol. Zbl. 96, 457-466

GÜNTHER, R. 1978

Zur Larvenmorphologie von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und deren Bastard *R. "esculenta"* L. (Anura, Ranidae).

Zool. Anz. 197, 23-38

GÜNTHER, R. 1979

General remarks on the evolutionary genetics of the European water frog complex.

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 7-11

GÜNTHER, R. 1982

Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae).

Zool. Anz. Jena 211 (1-2), 43-54

GÜNTHER, R., HÄHNEL, S. 1976

Untersuchungen über den Genfluß zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana "esculenta"* (Anura, Ranidae).

Zool. Anz. 197, 23-38

GÜNTHER, R., LÜBCKE, S. 1979

Serological studies in water frogs from the GDR, Bulgaria, and the Soviet Union.

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 225-229

HAMANN, K. 1981

Artenschutzprogramm. Verbreitung und Schutz der Amphibien und Reptilien in Hamburg.

Freie und Hansestadt Hamburg. Schriftenreihe der Behörde für Bezirksangelegenheiten, Naturschutz und Umweltgestaltung

HECKENROTH, H., LEMMEL, G. 1979

Zur Situation der Amphibien und Reptilien in Niedersachsen. Kartensammlung des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes - Naturschutz, Landschaftspflege, Vogelschutz - Hannover

HEMMER, H. 1977

Studien an einer nordwestdeutschen Grünfroschpopulation als Beitrag zur Bestimmungsproblematik und zur Rolle der Selektion im *Rana esculenta*-Komplex.

Salamandra 13, 166-173

HEMMER, H. 1979

Contribution to diagnostic problems and selection within the

- Rana esculenta* complex.
Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 125-129
- HEMMER, H., KONRAD, A., BACHMANN, K. 1980
Hybridization within the *Rana ridibunda* complex of North Africa.
Amphibia-Reptilia 1, 41-48
- HEYM, W.-D., PAEPKE, H. J. 1978
Amphibien und Reptilien im Bezirk Cottbus.
Natur und Landschaft im Bezirk Cottbus 1978, 41-51
- HOTZ, H. 1974
Ein Problem aus vielen Fragen - europäische Grünfrösche (*Rana esculenta*-Komplex) und ihre Verbreitung.
Natur und Museum 104 (9), 262-272
- HOTZ, H., UZZELL, T. 1982
Biochemical detected sympatry of two water frog species: two different cases in the Adriatic Balkans (Amphibia, Ranidae).
Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 134, 50-79
- JEPSSON, J. O., LAURELL, C. B., FRANZEN, B. 1979
Agarose Gel Electrophoresis.
Clinical chemistry 25 (4), 629-638
- KARAMAN, S. 1948
Prilog herpetologiji sjeverne Srbije.
Prirodosl. istraz. Zagreb 24, 51-73
- KAURI, H. 1954
Über die systematische Stellung der europäischen grünen Frösche *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pall..
Kungl. fysogr. Sällsk. Handl., n. F. 65 (12), 1-30
- KAURI, H. 1959
Die Rassenbildung bei europäischen *Rana*-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln.
Ann. Soc. tart. Res. nat. Invest. Const., Ser. nov. Lund 2, 1-172
- KAWAMURA, T., NISHIOKA, M. 1977
Aspects of the reproductive biology of Japanese anurans.
in: The reproductive biology of amphibians.
Taylor, D. H. Guttman, S. I., eds.

- Plenum, New York
- KLÖCKNER, P. 1981
Fortpflanzungsbiologie einheimischer Froschlurche.
Examensarbeit an der TU Braunschweig
- KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P. 1980
Plasma albumin patterns of the species *Rana ridibunda* in
Greece.
Experientia 36, 1171-1172
- LAC, J. 1959
Prispevok k systematike, rozšireniu a k bionomii skakanov
Rana ridibunda Pall. a *Rana esculenta* L. na Slovensku. I-II.
Biologia, Bratislava, 14, 665-673 u. 896-912
- LEMMEL, G. 1977
Die Lurche und Kriechtiere Niedersachsens - Grundlagen für ein
Schutzprogramm.
Naturschutz und Landespflege in Niedersachsen 5
- LIMBAUGH, B. A., VOLPE, E. P. 1957
Early development of the Gulf coast Toad, *Bufo valliceps* Wieg-
mann.
Amer. Mus. Novit. 1842, 1-32
- LÖNS, H. 1905
Beiträge zur Landesfauna 2. Hannovers Amphibien und Reptilien.
Jahrb. Prov. Mus. Hannover 1904-1905, 24-37
- MEINEKE, T. 1980
Untersuchungen zum Vorkommen der Grünfrösche (*Rana ridibunda*,
Rana lessonae, *Rana esculenta*) im Raum Herzberg am Harz und
Northeim (Süd-Niedersachsen).
Beitr. Naturk. Niedersachsens 33, 44-55
- MERTENS, R., MÜLLER, L. 1928
Liste der Amphibien und Reptilien Europas.
Abh. senckenberg. naturf. Ges., Frankfurt am Main, 413
- MERTENS, R., MÜLLER, L. 1940
Die Amphibien und Reptilien Europas. (Zweite Liste, nach dem
Stand vom 1. 1. 1940)
Abh. senckenberg. naturf. Ges., Frankfurt am Main, 451
- MERTENS, R., WERMUTH, H. 1960
Die Amphibien und Reptilien Europas. (Dritte Liste, nach dem

- Stand vom 1. 1. 1960)
Senckenberg-Buch 38, Frankfurt am Main
- PASTEUR, G., BONS, J. 1959
Les batraciens du Maroc.
Trav. Inst. sci. cherif., Ser. zool. 17, 1-241
- RÜHMEKORF, E. 1970
Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Niedersachsen.
Beitr. Naturk. Niedersachsens 23, 67-131
- SHAW, C. R., PRASAD, R. 1970
Starch gel electrophoresis of Enzymes - A compilation of recipes.
Biochemical Genetics 4, 297-320
- SHVARTS, S. S., PYASTOLOVA, O. A. 1970
Regulators of growth and development of amphibian larvae.
Ecology 1, 55-62 u. 122-134
- SPARREBOOM, M. 1981
De amfibieën en reptielen van Nederland, België en Luxemburg.
A. A. Balkema, Rotterdam
- SCHIEMENZ, H. 1980
Die Herpetofauna der Bezirke Leipzig, Dresden und Karl-Marx-Stadt.
Faunistische Abhandlungen - Staatl. Mus. f. Tierkunde in Dresden 7, 192-216
- SCHREIBER, E. 1912
Herpetologia europaea. Ed. 2.
G. Fischer Verlag, Jena
- SCHUCHARDT, H.-G. 1983
Verhaltensuntersuchungen an einheimischen Grünfröschen unter Verwendung telemetrischer Methoden.
Examensarbeit an der TU Braunschweig
- SCHULTZ, R. J. 1969
Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (*Poeciliidae*) and other vertebrates.
Amer. Natur. 103, 605-609
- TERENTEV, P. V. 1922
K sistematike zelenych ljagusek Moskovskoj gubernii.
Russk. gidrobiol. Zurn., Moskva, 1, 318-320

TUNNER, H. G. 1970

Das Serumweißbild einheimischer Wasserfrösche und der Hybridcharakter von *Rana esculenta*.

Verh. Dtsch. Zool. Ges. 23, 352-358

TUNNER, H. G. 1972

Serologische und morphologische Untersuchungen zur Frage der Artabgrenzung bei Wasserfröschen aus der Umgebung von Mainz (Rhein-Main-Gebiet).

Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 10, 127-132

TUNNER, H. G. 1973

Das Albumin und andere Bluteiweiße bei *Rana ridibunda* Pallas, *Rana lessonae* Camerano, *Rana esculenta* Linné und deren Hybriden.

Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 11, 219-233

TUNNER, H. G. 1974

Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation.

Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 12, 309-314

TUNNER, H. G. 1979

The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*.

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 89-109

TUNNER, H. G. 1980

Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). Eine Analyse biochemischer und morphologischer Merkmale.

Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 18, 257-294

TUNNER, H. G., DOBROWSKY, T. 1976

Zur morphologischen, serologischen und enzymologischen Differenzierung von *Rana lessonae* und der hybridogenetischen *Rana esculenta* aus dem Seewinkel und dem Neusiedlersee (Österreich, Burgenland).

Zool. Anz. 197, 6-22

TUNNER, H. G., HEPPICH, S. 1981

Premeiotic Genome Exclusion during Oogenesis in the Common Edible Frog, *Rana esculenta*.

Naturwissenschaften 68, 207-208

TUNNER, H. G., HEPPICH, S. 1982

- A genetic analysis of water frogs from Greece: evidence for the existence of a cryptic species.
Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 20, 209-223
- UZZELL, T. 1963
Natural triploidie in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*.
Science 139 (3550), 113-115
- UZZELL, T. 1964
Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex and the origin of the triploid species of this group.
Evolution 21 (2), 345-354
- UZZELL, T. 1979
Immunological variation in *Rana lessonae* (Amphibia, Salientia).
Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 29-33
- UZZELL, T., BERGER, L. 1975
Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*.
Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 127, 13-24
- UZZELL, T., HOTZ, H. 1979
Electrophoretic and morphological evidence for two forms of green frogs (*Rana esculenta* complex) in peninsular Italy (Amphibia, Salientia).
Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 13-27
- UZZELL, T., BERGER, L., GÜNTHER, R. 1975
Diploid and triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia, Salientia).
Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 127, 81-91
- UZZELL, T., GÜNTHER, R., BERGER, L. 1977
Rana ridibunda und *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system.
Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 128, 147-171
- VIERTEL, B. 1980
Überlebensraten und Mortalität bei Erdkrötenlarven (*Bufo bufo* L.) im Freiland (Amphibia: Salientia: Bufonidae).
Salamandra 16, 19-37

WAHL, M. 1969

Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.).

Oecologia, Berlin 3, 14-55

WELLS, K. D. 1977

The social behaviour of anuran amphibians.

Anim. Behav. 25, 666-693

WIJNANDS, H. E. J. 1977

Distribution and habitat of *Rana esculenta* complex in the Netherlands.

Netherlands Journal of Zoology 27 (3), 277-286

WIJNANDS, H. E. J. 1979

Partial ecological isolation of *Rana lessonae* and *Rana esculenta* as a mechanism for maintenance of the hybrid form, *Rana esculenta* (Anura, Ranidae).

Mitt. Zool. Mus. Berlin 55 (1), 131-142

